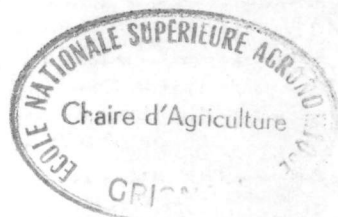


**ANNALES
DE
L'AMÉLIORATION
DES
PLANTES**

VOLUME 19

1969
TRIMESTRIEL

NUMÉRO 2



**INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE
AGRONOMIQUE**

AAP19.2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, PARIS-VII^e. Tél. : INV. 41-09.

Directeur général : J. BUSTARRET

Inspecteurs généraux : A. CAUDERON, G. DROUINEAU, R. FÉVRIER, P. MORNET, R. PÉRO

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. BUSTARRET

Annales agronomiques.

- M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie.
- S. HÉNIN, Chef du Département d'Agronomie.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- R. MAYER, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes.

Annales de Phytopathologie.

- H. DARPOUX, Chef du Département de Pathologie végétale.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

- E. BILIOTTI, Chef du Département de Zoologie.

Annales de Zootechnie.

- R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
- A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
- A. RÉRAT, Directeur de la Station de Recherches sur l'Élevage des Porcs, C.N.R.Z.

Annales de Technologie agricole.

- M. FLANZY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux.
- G. MOCQUOT, Chef du Département de Technologie des Produits animaux.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

- A. FRANÇOIS, Chef du Département de Recherches de Nutrition.
- C. THIBAUT, Chef du Département de Physiologie animale.

Annales de Physiologie végétale.

- Y. CÔIC, Chef du Département de Physiologie végétale.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, Directeur de la Station d'Amélioration des Arbres forestiers, C. N. R. F.
- J.-P. CHESNEAU, École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54 - Nancy.
- J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- J. POLY, Chef du Département de Génétique animale.

Recherches d'Économie et de Sociologie rurales.

- D. BERGMANN, Chef du Département d'Économie et de Sociologie rurales.

Recherches vétérinaires.

- P. MORNET, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Recherches d'Hydrobiologie continentale.

- R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
- C. THIBAUT, Chef du Département de Physiologie animale.
- R. VIBERT, Directeur de la Station d'Hydrobiologie continentale, 64 - Biarritz.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78 - VERSAILLES, Tél. : 950-75-22



ERRATA

ÉTUDE DE LA BIOLOGIE FLORALE DE L'ARTICHAUT

C. FOURY

Page 25, ligne 5, lire :

52 F₁ et 34 I₁ (au lieu de : 52 F et 34 I).

Page 26, ligne 24, lire :

les I₁ de BH et PJ (au lieu de : I₁ BH et PJ).

Page 42, figure 8, lire en abscisse :

S = Longueurs des fleurs centrales... (au lieu de : Longueurs...).

Page 51, ligne 20, lire :

Camus de Bretagne e di (au lieu de : *Camus de Bretagne* et di).



**ANNALES
DE
L'AMÉLIORATION
DES
PLANTES**

VOLUME 19

1969

NUMÉRO 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, Rue de Grenelle, PARIS-7^e

UNE STÉRILITÉ MÂLE CYTOPLASMIQUE CHEZ LE TOURNESOL

P. LECLERCQ

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Massif central, 63 - Clermont-Ferrand
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Une stérilité mâle cytoplasmique a été mise en évidence à partir d'un croisement interspécifique *Helianthus petiolaris* × *Helianthus annuus* (Tournesol). Les gènes de restauration doivent être présents chez *H. petiolaris*.

INTRODUCTION

Pour produire la semence commerciale de Tournesols hybrides, l'utilisation de la stérilité-mâle cytoplasmique n'est pas le seul procédé disponible (P. LECLERCQ, 1966 ; E. D. PUTT, 1962), mais c'est celui qui permettra d'opérer avec le plus de sécurité et le moins de travail manuel. C'est pourquoi nous avons recherché ce phénomène en explorant simultanément plusieurs voies, qui peuvent se ranger dans 2 rubriques :

1. Recherche dans l'espèce cultivée *Helianthus annuus* L. (programme intra-spécifique).

2. Recherche dans les descendance de croisements interspécifiques entre le Tournesol et deux espèces appartenant au même genre :

Helianthus tuberosus L.

Helianthus petiolaris NUTT.

Seul le croisement entre *H. petiolaris* et *H. annuus* a fait apparaître le phénomène.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

En 1964, nous avons entrepris de polliniser, par le Tournesol, l'espèce sauvage *H. petiolaris* d'origine américaine comme tous les *Helianthus*.

Les travaux de C. B. HEISER définissent *H. petiolaris* comme assez voisin de *H. annuus*, les

deux espèces étant diploïdes ($2n = 34$) et annuelles. Cependant, HEISER indique qu'à la méiose des hybrides F_1 interspécifiques « le nombre de paires va de 7 à 15, avec le reste des chromosomes associés en anneaux ou en chaîne » (C. B. HEISER, 1961).

Le croisement fut fait sans castration en apportant du pollen de tournesol (variété *Armavir 9345*) sur plusieurs capitules d'*H. petiolaris* (envoyé par C. B. HEISER en janvier 1964 sous le n° 6312), soustraits à la fécondation libre par des sacs en papier. *Armavir 9345*, population multipliée en fécondation libre, a toujours montré une fertilité pollinique normale.

En 1965, on distinguait facilement dans la descendance de ces capitules deux catégories de plantes (toutes mâle-fertiles).

— *H. petiolaris* issu d'autofécondation, sous forme de plantes peu vigoureuses ayant les caractères typiques de l'espèce : port conique avec un diamètre de base égal à la hauteur, ramifications très nombreuses donnant des capitules tous égaux, feuilles petites, entières.

— Les hybrides F_1 entre *H. petiolaris* et *H. annuus*, plantes plus vigoureuses, avec des caractères intermédiaires entre les 2 espèces : port élancé, ramifications moins nombreuses que chez *H. petiolaris* avec un capitule apical plus important que les autres, feuilles peu différentes de celles du Tournesol (grandes, découpées). Les plantes hybrides F_1 , qui constituaient près de la moitié de l'effectif (10 sur 26) furent pollinisées par différentes lignées de tournesol, toujours sans castration. Ce recroisement, plus difficile que l'hybridation (HEISER, 1947, 1961 a), ne nous a donné que 5 descendances R_1 , au total 9 plantes cultivées en 1966.

RÉSULTATS D'OBSERVATION SUR LA STÉRILITÉ MÂLE (cf. tabl. 1)

Dans trois descendances R_1 , les plantes étaient toutes mâle-fertiles (4 plantes au total) ; elles étaient autostériles, car elles n'ont donné aucune graine en autofécondation.

Dans une 4^e descendance R_1 (que nous désignerons dans la suite par R_{1-a}), formée de 2 plantes, l'une d'elles était mâle-stérile et fut recroisée par la lignée de Tournesol qui lui avait servi de père.

En 1967, nous en obtînmes 37 plantes R_{2-a} (R_{2-a} signifiant issue de la R_{1-a}) toutes mâle-stériles, qui furent recroisées par la lignée paternelle et par d'autres lignées de Tournesol.

Une première génération de serre (R_{3-a}) semée en août 1967, nous a donné toutes les descendances entièrement mâle-stériles (7 descendances comprenant 39 plantes au total), les lignées mâles correspondantes étant normalement fertiles dans ces conditions de milieu. Une 2^e génération de recroisement en serre (R_{4-a}) issue de la première et semée en début 1968, nous donne toutes les descendances de nouveau entièrement mâle-stériles (6 descendances comprenant au total 80 plantes) avec une fertilité normale des parents mâles.

Au champ, en 1968, nous avons étudié les descendances qui n'avaient pas été étudiées sous serre. Sur 18 descendances R_{3-a} , 17 étaient entièrement mâle-stériles (253 plantes au total, avec des effectifs allant de 1 à 26 plantes par descendance), une 18^e descendance comportant 24 plantes mâle-stériles et 1 mâle-fertile.

— Sur 18 descendances R_{4-a} , 13 étaient entièrement mâle-stériles (513 plantes au total, avec des effectifs allant de 30 à 70 plantes par descendance).

— Une descendance était en disjonction pour la stérilité mâle (1 plante mâle-fertile sur 57).

— Quatre descendances étaient entièrement mâle-fertiles (avec 7, 23, 28 et 35 plantes).

TABLEAU I

Toutes les descendance issues de plantes mâle-stériles (S) viennent de pollinisation par le Tournesol
Lignée S signifie : lignée entièrement mâle-stérile

	F ₁	R ₁	R ₂	R ₃	R ₄
<i>H. PETIOLARIS</i> × <i>H. ANNUUS</i> Fertile (Tournesol)	pl. a → (F)	$\left\{ \begin{array}{l} 1 \text{ pl. S} \\ + \\ 1 \text{ pl. F} \end{array} \right. \longrightarrow$	37 pl. S $\longrightarrow$	serre 7 lignées S (39 pl.) $\longrightarrow$ champ $\left[\begin{array}{l} 17 \text{ lignées S (253 pl.)} \\ 1 \text{ lignée en disjonction} \\ (24 \text{ pl. S} + 1 \text{ pl. F}) \end{array} \right.$	serre 6 lignées S (80 pl.) champ $\left[\begin{array}{l} 13 \text{ lignées S (513 pl.)} \\ 1 \text{ lignée en disjonction} \\ (56 \text{ pl. S} + 1 \text{ pl. F}) \\ 4 \text{ lignées F (93 pl.)} \end{array} \right.$
	pl. b → (F)	$\left\{ \begin{array}{l} \text{pl. a (F)} \\ \times \text{ Tournesol} \end{array} \right. \longrightarrow$ $\left\{ \begin{array}{l} \text{pl. b (F)} \\ \times \text{ Tournesol} \end{array} \right. \longrightarrow$	$\left[\begin{array}{l} 7 \text{ pl. S} \\ + 17 \text{ pl. F} \end{array} \right. \longrightarrow$ $\left[\begin{array}{l} 9 \text{ pl. S} \\ + 22 \text{ pl. F} \end{array} \right. \longrightarrow$	$\left[\begin{array}{l} 4 \text{ lignées S (49 pl.)} \\ 3 \text{ lignées S (62 pl.)} \\ (3 \text{ lignées en disjonction} \\ - (20 \text{ S} + 5 \text{ F}) \\ - (20 \text{ S} + 1 \text{ F}) \\ - (16 \text{ S} + 8 \text{ F}) \end{array} \right.$	
	pl. c → (F)	pl. c (S) $\longrightarrow$	$\left[\begin{array}{l} 3 \text{ S} \\ + 6 \text{ F} \end{array} \right. \longrightarrow$	2 lignées S (37 pl.) $\longrightarrow$	$\left[\begin{array}{l} (15 \text{ lignées S (295 pl.)}) \\ 1 \text{ lignée en disjonction} \\ - (27 \text{ S} + 1 \text{ F}) \end{array} \right.$
	pl. d → (F)	2 pl. F			
	pl. e → (F)	1 pl. F			

La 5^e descendance R₁ (R 1-b) était formée de 3 plantes, 2 mâle-fertiles et une mâle-stérile. La stérilité mâle cytoplasmique ne paraît pas établie ici d'une façon parfaitement stable puisque la pollinisation de mâle-stériles par un tournesol nous a donné 4 fois une descendance en disjonction pour la stérilité mâle. Cependant, en R 3-b, nous avons pu observer 9 descendance entièrement mâle-stériles (avec des effectifs allant de 3 à 26 plantes par descendance) ; en R 4-b, 15 descendance étaient entièrement mâle-stériles (2 à 27 plantes par descendance).

DESCRIPTION DE LA STÉRILITÉ MÂLE

1. *Type extrême à anthères invisibles*

Les étamines, vides de pollen (fig. 2), sont 2 fois plus courtes que les étamines normales (fig. 1, 2, 4). De ce fait, elles ne sont pas visibles hors de la corolle (fig. 3).

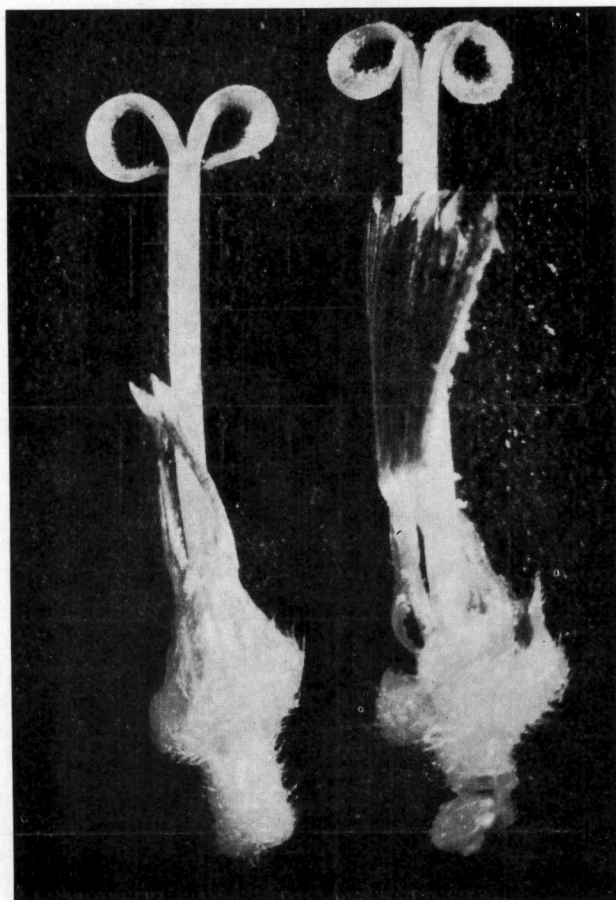


FIG. 1. — Les corolles ont été enlevées
A gauche : mâle-stérile A droite : normale



FIG. 2. — Deux groupes de trois étamines
mâle-stériles à gauche normales à droite

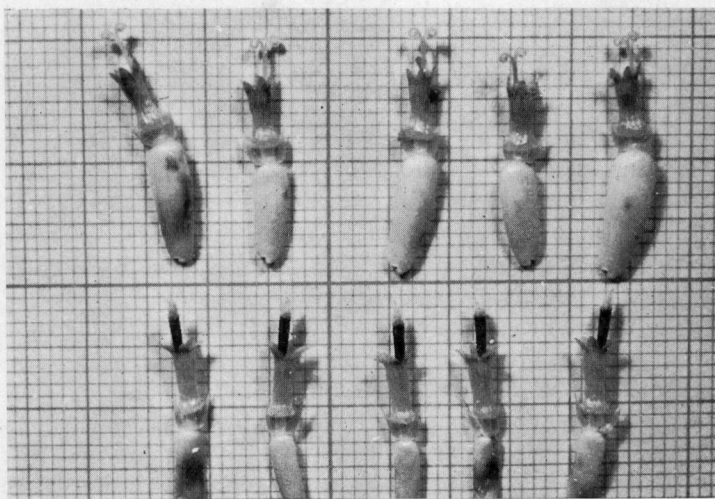


FIG. 3. — En haut : fleurs mâle-stériles
En bas : fleurs normales

De plus, alors que les anthères sont normalement soudées sur toute leur longueur, les mâle-stériles présentent des anthères libres au sommet, plus ou moins soudées à la base (fig. 1, 2, 4).

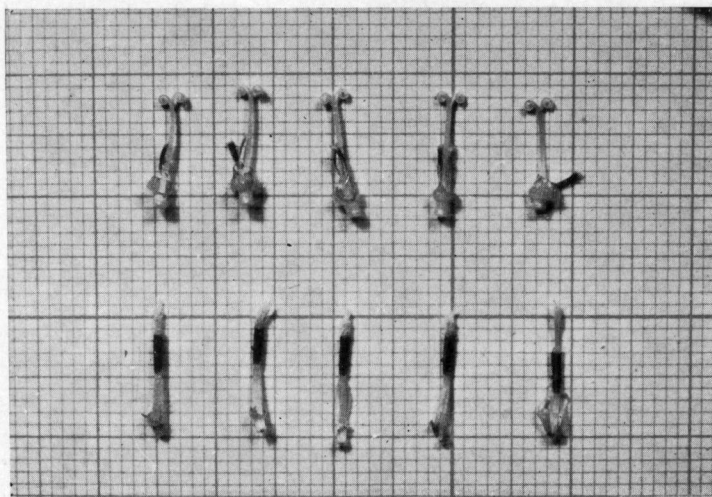


FIG. 4. — Les corolles ont été enlevées
En haut : fleurs mâle-stériles
En bas : fleurs normales

2. Type faible à anthères visibles

Dans certaines descendances, les anthères ont une longueur normale et sont visibles hors de la corolle ; elles sont cependant vides de pollen et la stérilité-mâle paraît encore complète. Dans les 2 cas, les styles et la production de graines sont normaux.

ESSAI D'INTERPRÉTATION THÉORIQUE

Nous ne considérons que les descendances issues de la pollinisation d'un mâle-stérile par un Tournesol.

Pour les 68 descendances entièrement mâle-stériles avec 1 365 plantes au total, l'interprétation est simple : la coexistence d'un cytoplasme d'*Helianthus petiolaris* avec un génotype d'*Helianthus annuus* fait apparaître une stérilité-mâle. Le cytoplasme d'*H. petiolaris* serait de type S (stérilisant) et celui d'*H. annuus* du type F (fertilisant). L'évolution divergente des 2 espèces a pu provoquer une différence cytoplasmique, comme elle a provoqué des différences chromosomiques.

Pour les descendances non entièrement mâle-stériles :

- 4 d'entre elles n'ont qu'une plante mâle-fertile sur des effectifs de 28, 57, 21 et 25 plantes,
- 2 descendances sont partiellement mâle-stériles (20 mâle-stériles sur 25 et 16 mâle-stériles sur 24),
- 4 descendances R₄ sont entièrement mâle-fertiles (avec des effectifs de 7, 23, 35 et 28 plantes).

Pour les 4 descendances R_4 entièrement mâle-fertiles, l'hypothèse de 4 parents mâles munis des gènes de restauration paraît difficilement acceptable, car les lignées-sœurs de ces 4 parents mâles sont connues par ailleurs pour être entièrement mainteneuses de stérilité sans qu'on ait trouvé de lignées-sœurs restaurant partiellement la fertilité, qui pourraient être interprétées comme hétérozygotes pour les gènes de restauration.

Si nous supposons qu'une mutation a eu lieu chez les parents mâles des 4 descendances fertiles, transformant un gène mainteneur de stérilité en gène de restauration de fertilité, il faudrait supposer que cette mutation a touché le même locus sur 2 chromosomes homologues, et que cet événement hautement improbable s'est produit 4 fois.

Il est plus raisonnable de supposer que le facteur cytoplasmique S (stérilisant) s'est perdu chez les 4 plantes-mères, à un stade tel que les plantes-mères elles-mêmes étaient stériles, mais que ce caractère n'a été transmis dans aucune de leurs graines. On peut noter que ces 4 descendances R_4 sont issues de plantes R_3 mâle-stériles cultivées en serre.

Les conditions climatiques propres à la serre ont-elles favorisé une telle transformation? Nous sommes incapables aujourd'hui de répondre à cette question.

Pour les 6 descendances en disjonction, on peut émettre une hypothèse provisoire, selon laquelle le facteur cytoplasmique S (stérilisant) n'est établi que d'une façon instable. Dans une même descendance issue d'une seule plante mâle-stérile, certaines plantes pourraient conserver le facteur cytoplasmique, d'autres le perdre.

CONCLUSION

Deux plantes mâle-stériles en R_1 (*Helianthus petiolaris* $\times$ *Helianthus annuus*) ont donné naissance, après recroisement par *H. annuus*, à des descendances R_3 et R_4 le plus souvent entièrement mâle-stériles. On devrait trouver les gènes de restauration dans le génotype de *H. petiolaris*, même s'ils étaient absents ou rares chez *H. annuus*.

Reçu pour publication en mars 1969.

SUMMARY

A CASE OF CYTOPLASMIC MALE-STERILITY IN THE SUNFLOWER

In some backcrosses of *Helianthus annuus* into *Helianthus petiolaris* effected since 1964, the genome of *H. annuus* has become associated with the cytoplasm of *H. petiolaris*. A male sterility was then noticed.

68 completely male-sterile progenies were obtained, containing 1365 plants. Up to now, all the lines of Sunflower (*H. annuus*) seem to be sterility-maintainers and the genes restoring fertility might be found in *H. petiolaris*.

In few progenies, the cytoplasmic male-sterility seems to be unstable. A rare cytoplasmic mutation would be able to transform an S (sterilizing) *H. petiolaris* cytoplasm into an F (*Fertilizing*) *H. annuus* cytoplasm.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- HEISER C. B. Jr, 1951. The sunflower among the North American Indians. *Proc. amer. Phil. Soc.*, **95**, 4, 432-448.
- HEISER C. B. Jr. 1961 a. Morphological and cytological variation in *Helianthus petiolaris* with notes on related species. *Evolution*, **15**, 2, 247-258.
- HEISER C. B. Jr., 1961 b. Natural hybridization and introgression with particular reference to *Helianthus*. *Recent Adv. Bot.* (Published by the University of Toronto Press), 874-877.
- HEISER C. B. Jr., 1947. Hybridization between the sunflower species *Helianthus annuus* and *H. petiolaris*. *Evolution*, **1**, 249-262.
- LECLERCQ P., 1966. Une stérilité mâle utilisable pour la production d'hybrides simples de Tournesol. *Ann. Amélior. Plantes*, **16** (2), 135-144.
- PUTT E. D., 1962. The value of hybrids and synthetics in sunflower seed production. *Canad. J. Plant Sci.*, **42**, 488-500.
-

SUR QUELQUES ASPECTS DE LA CROISSANCE ET DU DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE ENTIÈRE DE GRAMINÉE EN CONDITIONS NATURELLES : *FESTUCA PRATENSIS* HUDS.

I. — CONSTRUCTION DE LA TOUFFE ⁽¹⁾

M. GILLET

avec la collaboration technique de J. JADAS-HÉCART et D. TINCHANT

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan
Institut national de la Recherche agronomique
Station biologique de Beau-Site, 87 - Poitiers

SOMMAIRE

Par prélèvements échelonnés de plantes entières de *Festuca pratensis* HUDS., du semis en septembre-octobre à la floraison en juillet, avec dissection de toutes les talles, avec plusieurs dates et densités de semis et variétés, les résultats suivants ont été obtenus :

— C'est lors de la formation de leurs ébauches que les feuilles sont sensibles aux variations des facteurs trophiques ; leur développement ultérieur ne dépend plus guère que de la température.

— Au contraire, le développement des bourgeons de talles, dont le nombre est conditionné par celui des feuilles, reste sensible aux variations instantanées des facteurs du milieu.

— La compétition n'agit que sur le nombre des organes, surtout des feuilles, non sur leurs dimensions.

— Dans la crise du tallage, qui se manifeste par un simple arrêt de l'apparition de nouvelles talles lors de la montaison, la compétition semble jouer un rôle.

— Une interaction entre talles existe pour la vitesse d'apparition des feuilles, celle-ci étant supérieure pour les talles-filles.

(1) Cet article est le troisième d'une série de quatre qui résument un travail effectué pour l'obtention d'une thèse de doctorat d'État ès sciences naturelles, enregistrée au C. N. R. S. sous le numéro A.O. 2033, et devant être soutenue à la Faculté de Poitiers en 1969.

Les deux premiers articles (25-26) avaient trait à l'aspect concernant la mise à fleurs.

Le dernier article correspondra à un travail effectué en collaboration avec J.-P. GACHET et A. GALLAIS, qui précise la construction de la touffe en étudiant la crise du tallage.

Les chapitres de généralités écrits ici, ont trait à l'ensemble des quatre articles

INTRODUCTION

Un trait remarquable des graminées est d'être constituées de ramifications, *les talles*, dotées chacune d'un système racinaire capable de les faire vivre seules (pl. II, 1). Depuis une quinzaine d'années surtout, se multiplient les études sur l'évolution du nombre de talles et des éléments de leur vigueur, en fonction du temps et des facteurs du milieu.

Mais, de toutes ces recherches, très peu tiennent compte du fait que, plusieurs talles étant groupées en une même plante, des corrélations entre elles sont *a priori* possibles, pour trois raisons :

— arrière-effet de leur dépendance à l'état jeune : en effet, lorsqu'une talle est encore à l'état de bourgeon, elle dépend entièrement de sa « talle-mère », faute de racines propres ;

— maintien des connexions vasculaires ;

— compétition entre talles.

L'existence de telles corrélations a pourtant été démontrée par divers travaux. Ceux-ci ont été, pour la plupart, consacrés aux possibilités de transferts d'éléments nutritifs entre talles chez les céréales (3, 5, 17, 20, 30, 33, 38, 42, 47, 54, 58 à 61). La conclusion qui se dégage de ce groupe de travaux est que la circulation des assimilats reste toujours possible entre talles mais qu'elle est normalement faible ou nulle, sauf pour les très jeunes talles n'ayant pas encore ou trop récemment, acquis leur propre système racinaire.

Mais le problème est à la fois bien plus complexe et bien plus important chez les graminées pérennes, qui possèdent de très nombreuses talles, dont les évolutions diverses sont responsables en particulier, de la pérennité, de la quantité et de la qualité du fourrage qui constitue leur utilisation principale.

Le problème des interactions entre talles ne se limite pas non plus à la croissance ni à la nutrition. Les divers aspects de la morphogenèse peuvent être impliqués. Très peu d'études y ont pourtant été consacrées (16, 32, 35, 36, 49, 50). Leurs résultats sont difficiles à interpréter, ou contradictoires : ainsi un même auteur, LANGER, a obtenu en 1956 (32) des résultats qui semblaient montrer une inhibition de la mise à fleurs des talles d'ordre élevé ; en 1959 (35), il a fait des constatations opposées.

Par ailleurs, ces corrélations peuvent dépendre de l'effet du milieu, de l'âge ou du stade de la plante. En d'autres termes, l'étude analytique de ces corrélations doit être complétée par une *étude synthétique de la plante entière*, considérée à la fois vis-à-vis du milieu et dans ses relations internes.

C'est ce que nous avons essayé de réaliser ici. Un tel sujet est évidemment immense et nous n'avons pas eu la prétention d'en traiter une part importante : nous nous sommes contenté d'étudier quelques aspects, concernant principalement la morphogenèse, puisque c'est dans ce domaine que les corrélations entre talles sont les plus mal connues.

Une plante de graminées étant formée d'une touffe de talles, il nous fallait d'abord étudier la *construction de cette touffe*, c'est-à-dire le *tallage*.

La vie de la touffe a été abordée par l'étude de la vie de ses talles, compte tenu de la position de chacune d'elles sur la plante. Ce point de vue est assez original : en effet, il ne s'agit à proprement parler, ni de l'étude de talles considérées individuellement, ni de celle de populations des talles envisagées globalement au niveau d'une communauté de plantes, d'une plante ou d'un éclat d'un clone. Nous avons plutôt étudié la vie de chaque talle en fonction à la fois, des facteurs du milieu et de la vie des autres talles de la même plante.

L'évolution d'une talle vers la floraison s'accompagne d'une modification profonde de ses propriétés phytotechniques, liée surtout à l'élongation de la tige : la croissance des parties aériennes augmente beaucoup plus que celle du système racinaire ; le potentiel de rendement agricole s'accroît donc considérablement. Par contre, la structure histologique évolue vers une lignification des membranes, la composition chimique, vers un amoindrissement de la valeur nutritive. Selon le stade, le végétal se prête plus ou moins à telle ou telle méthode de conservation du fourrage.

Cet article, ainsi que le suivant, ont trait à la construction de la touffe. Les deux articles précédents (25, 26) abordaient des aspects concernant le déterminisme de la mise à fleurs des différentes talles d'une même plante.

Un travail comme celui-ci a donc pour objet, par une meilleure connaissance de la biologie de la touffe, d'ouvrir la voie au contrôle du nombre de talles, respectivement végétatives et reproductrices, et de leur stade, à tout moment, et ainsi, d'agir sur le rendement, et d'orienter la plante vers une utilisation déterminée.

L'amélioration génétique bénéficiera, elle aussi, de ces possibilités (accélération des générations, tests de croissance dans des conditions données) mais elle pose, en outre, un autre problème : la sélection, pour être généalogique, doit se faire sur des plantes très espacées entre elles (70 × 70 cm par exemple). Or, les graminées pérennes sont utilisées en prairies à une densité de peuplement telle, que les phénomènes de compétition viennent perturber le classement des individus. La connaissance de la réaction d'une touffe de graminées à différentes intensités de compétition devrait aider à l'utilisation de critères permettant d'effectuer, entre plantes espacées, des choix qui restent valables à forte densité : nous avons étudié cet effet de la compétition.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Parmi les principales graminées fourragères, presque toutes allogames, *Festuca pratensis* HUDS. est une des moins polymorphes.

Pour sa mise à fleurs, elle exige une phase juvénile (9, 19), suivie d'une induction à la floraison par les conditions hivernales, puis de photopériodes longues (28, 56). C'est une des rares graminées fourragères pérennes présentant un degré presque nul d'alternativité (capacité de mise à fleurs en l'absence d'induction hivernale) : il est facile de trouver des variétés ou des familles, où tout au plus quelques plantes sur cent arrivent à monter, en conditions exceptionnellement favorables à l'expression du caractère alternatif.

Nous avons travaillé en conditions naturelles. Nous pensons en effet qu'un travail en conditions contrôlées n'est fructueux que si préalablement les processus, tels qu'ils se présentent dans la nature, sont à peu près connus. C'est là seulement que l'on rencontre toute la diversité des facteurs susceptibles d'intervenir.

De plus, l'imprécision des connaissances actuelles sur la mise à fleurs de ces espèces, par exemple, aurait suffi à gêner l'interprétation, donc la généralisation, de résultats obtenus en chambres de culture ou en serre.

Des prélèvements échelonnés avec dissection de toutes les talles, ont permis de suivre la plante depuis le semis en septembre-octobre, jusqu'à la floraison en juillet. Cette période, en effet, présente deux avantages :

— elle permet d'identifier chaque talle par sa position dans l'organigramme de la plante (24) : cela n'est possible que dans les premiers mois de la vie de celle-ci.

— elle englobe, dans le temps et entre talles d'une même plante, la phase végétative et l'ensemble du déroulement de la phase de reproduction. De plus, celle-ci se situe en jours croissants ; or, la plupart des graminées de pays tempérés sont héméropériodiques. On évite donc ainsi le retour en dyspériode à l'automne sur talles déjà initiées, ce qui compliquerait singulièrement l'interprétation des phénomènes observés. Les facteurs susceptibles d'influencer le comportement des plantes à cette époque sont la lumière, la température, la nitrification dans le sol.

L'eau est normalement présente en quantités suffisantes. Il arrive qu'elle manque dans les derniers mois de cette époque, mais ne ce fut pas le cas dans nos expériences : en 1960, notre dernière mesure était effectuée le 4 juillet, et jusqu'à fin juin, les précipitations mensuelles avaient été supérieures à l'évapotranspiration potentielle. En 1962, les expériences furent terminées le 23 mai ; l'évapotranspiration potentielle dépassait les précipitations depuis le 1^{er} mai mais le déficit cumulé n'était que de 5 mm à la fin de ce mois, pour une réserve d'eau utile du sol de 120 mm jusqu'à 60 cm de profondeur.

La température dépasse très rarement l'optimum de la Fétuque des prés, qui est d'environ 25°C d'après les quelques études qui ont été faites en conditions contrôlées (46, 55). Plus précisément, les températures moyennes journalières n'ont jamais atteint ce seuil au cours de nos expériences, et les maxima journaliers l'ont légèrement dépassé huit fois en 1960, en juin.

Les conclusions de ce travail seront donc valables dans le cas de plantes jeunes, en l'absence de fortes chaleurs et de sécheresse.

Les prélèvements étaient effectués tous les 10-15 jours en automne et au printemps, tous les mois en hiver.

Dans ces expériences nous avons utilisé : deux types génétiques de précocité différente pour faire varier les exigences écologiques ; des semis échelonnés, pour distinguer âge et ordre d'une talle et faire varier les paramètres du milieu ; deux densités de peuplement, pour faire intervenir la compétition.

L'ensemble des principes énoncés ci-dessus a été élaboré puis appliqué lors de trois expériences successives.

Une expérience d'orientation porta sur des semis des 13/8, 23/8 et 10/9/1957 de la variété *Naiade*. Ces semis étaient effectués à 10 kg/ha en lignes à 60 cm d'écartement. Les prélèvements portaient sur 10 plantes consécutives sur la ligne.

Cette expérience nous a permis de nous familiariser avec notre matériel.

Une seconde expérience, plus précise, fut entreprise en 1959. Nous avons tout d'abord amélioré l'homogénéité génétique du matériel, en remplaçant la variété *Naiade* par une seule des 12 familles figurant dans la composition de son isolement de départ.

Le semis fut effectué à 15 kg/ha en lignes à 40 cm d'écartement. De plus, une variété tardive fut ajoutée : *S. 53*.

Cinq dates de semis étaient prévues à partir de mi-août, mais les conditions de sécheresse exceptionnelle de l'année 1959 ne nous permirent de disposer que de deux dates de semis pour la famille précoce et d'une pour *S. 53*, car, les différences climatiques entre années constituant une des variables de notre étude, nous nous étions volontairement abstenus de compenser cette sécheresse par des apports d'eau.

Pour simplifier nous utiliserons les abréviations suivantes :

- S₁P : premier semis matériel précoce,
- S₁T : premier semis matériel tardif,
- S₂P : deuxième semis matériel précoce.

La levée fut donc extrêmement tardive (26/10 et 23/12 pour la famille précoce, et 2/11 pour *S. 53*) pour ces graminées qui, dans ces conditions, ne réalisent pas toujours leur passage à l'état reproducteur. La réduction de la quantité de matériel étudié était ainsi compensée par un intérêt accru : en effet nous avons pensé pouvoir obtenir grâce à ces conditions limites, des renseignements importants qui ne seraient pas apparus en conditions plus ordinaires. Les prélèvements portaient toujours sur 10 plantes.

Les résultats furent nettement plus précis qu'en 1957-1958.

La troisième expérience (semis de 1961) fut prévue de manière à éliminer au maximum les causes d'hétérogénéité : la base génétique du matériel étudié fut encore rétrécie, en cherchant néanmoins à éviter une baisse de vigueur due à un trop grand effet d'endogamie ; nous avons pour ce faire réalisé, pour le matériel précoce, un croisement simple entre deux plantes provenant de deux autoféconda-

tions différentes issues d'une même variété (*Oberhaunstadler*), la récolte n'étant effectuée que sur l'une d'entre elles. On cumulait ainsi les accroissements d'homogénéité dus en premier lieu à l'identité de variété d'origine, ensuite à une homozygotie des parents accrue par la consanguinité, enfin à l'homéostasie liée à l'hétérosis dont bénéficie un hybride entre plantes de parents différents. Pour le matériel tardif nous avons utilisé de nouveau la variété *S. 53*. Pour augmenter la précision, les prélèvements portèrent sur 30 plantes au lieu de 10.

Dans le même but encore, le semis s'effectuait *grain à grain*, avec remplacement des manquants par des plantules de même âge. D'une part, ceci permettait d'éliminer des observations toutes les plantes qu'une surveillance étroite nous montra atteintes, à un moment de leur vie, d'un accident quelconque (attaque de maladies cryptogamiques, dégâts d'insectes, etc.) ; d'autre part, le facteur « concurrence » était ainsi uniformisé. Mais, pour avoir une idée de son action, nous avons réalisé des semis à écartements différents. Enfin, pour atténuer l'effet d'hétérogénéité de terrain qu'aurait provoqué l'importance du matériel semé, les traitements furent répétés en deux « blocs » différents, les prélèvements portant alors sur 15 plantes de chaque.

Il faut ajouter que le sol fut maintenu humide jusqu'à l'hiver, afin d'éviter d'avoir de nouveau une levée très tardive, puisque nous avions déjà obtenu de telles conditions l'année précédente.

Nous utiliserons les abréviations suivantes :

- * S_1D_1P : matériel *précoce* semé le 31/8 en lignes à 70 cm, avec 7,5 cm entre plantes.
- S_1D_2P : matériel *précoce* semé le 31/8 en lignes à 70 cm, avec 2,5 cm entre plantes.
- S_1D_1T : matériel *tardif* semé le 31/8 en lignes à 70 cm, avec 7,5 cm entre plantes.
- S_2D_1P et S_3D_1P : matériels *précoces* semés respectivement les 21/9 et 5/10 en lignes à 70 cm avec 7,5 cm entre plantes.

Au total, pour l'ensemble des expériences, environ 45 000 talles ont été disséquées.

QUELQUES DÉFINITIONS

Nous définirons ici quelques-uns des termes utilisés dans ce travail, ainsi que l'échelle des stades morphologiques employés pour jalonner l'évolution vers la floraison.

Pendant sa phase végétative, l'apex d'une talle fonctionne par émission régulière d'ébauches foliaires successives. Ces ébauches se développent sur la tige de rosette (plateau de tallage), selon une disposition distique. La présence de gaines entourant l'apex fait qu'une feuille n'est visible que lorsque la pointe de son limbe dépasse la ligule de la précédente : cela définit *l'apparition des feuilles*.

Le temps qui sépare l'*initiation*, sur l'apex, de deux feuilles successives, est le *plastochrone*. Celui qui sépare leur *apparition* est le *phyllochrone*.

Les bases des feuilles successives sont pratiquement accolées, faute d'élongation caulinaire.

L'ensemble de cette tige, de son apex et de ses feuilles s'appelle la *talle principale*, ou brin-maître.

A l'aisselle de chaque feuille apparaît un bourgeon, formé lui-même d'une tige en rosette dont l'apex émet des ébauches de feuilles. Ces feuilles croissent de façon intravaginale et arrivent à dépasser la gaine de la feuille à l'aisselle de laquelle est né le bourgeon. Ceci définit *l'apparition d'une talle*. Une expression commode est celle de *talle-mère* et *talle-fille* : cette dernière est apparue à l'aisselle d'une feuille de la première. Les « talles-filles » de la talle principale sont dites *talles-primaires*, celles de talles primaires sont les *talles-secondaires* et ainsi de suite.

Lors de son apparition, une talle possède une ou deux feuilles visibles, rarement trois.

L'ordre d'une talle exprime sa position sur la plante : ainsi, une talle d'ordre élevé a été précédée par de nombreuses autres.

Chaque talle parcourt ou non pour son compte les diverses étapes morphologiques de la mise à fleurs : sa tige s'allonge, son apex cesse de produire des ébauches de feuilles, pour donner naissance à une panicule. Lorsque sur celle-ci se sont opérées la fécondation et la maturation des graines, la talle meurt.

La pérennité est assurée par des talles qui sont restées végétatives et par les bourgeons situés à l'aisselle des feuilles de la base des tiges.

Pendant la phase végétative, une coupe longitudinale d'une tige ne fait apparaître aucune zonation transversale correspondant à la succession des nœuds et entre-nœuds (pl. I, 1 et 3). Un examen microscopique montre que toute la tige de rosette possède une structure de nœud, avec des cellules sans orientation définie et des zones vasculaires ou provasculaires transversales.

Le premier signe d'évolution vers la floraison est l'apparition de stries blanches transversales, sur une coupe de tiges (pl. I, 2 et 4). Les premières stries apparaissent presque simultanément et se succèdent en direction acropète. Leur structure microscopique est formée de cellules régulièrement empilées dans le sens axial : ce sont les futurs entre-nœuds. Ils sont situés entre les bases des plus jeunes feuilles développées ou en cours de développement rapide.

Ce stade est désigné par « A » par les membres du groupe de travail « Fourrages » de l'I. N. R. A. (40). Nous proposons de l'appeler « *Stries Blanches* » (S. B.) pour éviter toute confusion avec le stade A de JONARD, KOLLER et VINCENT (29) qui groupent sous ce terme les deux premiers stades de notre échelle, presque simultanés chez le blé.

A ce moment, l'apex, très obtus auparavant (pl. II, 2 et 3), s'allonge légèrement (pl. III, 1). Les stades ultérieurs se réalisent sur l'apex dans l'ordre suivant :

— Stade *Doubles Rides* (D. R.) utilisé par les auteurs anglo-saxons : apparition à l'aisselle des ébauches foliaires de l'apex, de bourgeons (les *Primordia*) qui donneront les ramifications primaires de l'épi ou de la panicule (pl. III, 2).

— Stades B et C (définis par JONARD, KOLLER et VINCENT (29) : apparition des premières ébauches de *glumes* (pl. IV, 4) et d'*étamines* (pl. V, 2) respectivement.

— Stade *Épiaison* (E) : apparition de l'épi hors de la gaine (pl. V, 3).

— Stade *Floraison* (F) : sortie et déhiscence des anthères.

Pour les graminées à panicule, la ramification des primordia a lieu entre D. R. et B (pl. IV, 1 et 3). Les glumelles apparaissent entre B et C (pl. V, 1), le pistil aussitôt après C (pl. V, 2).

RÉSULTATS

La construction de la touffe, c'est essentiellement, bien entendu, le tallage. Mais, chaque talle naissant à l'aisselle d'une feuille, nous examinerons d'abord les résultats concernant ces dernières.

1. Vitesse d'apparition des feuilles

Nous n'avons pas seulement compté celles qui étaient vivantes, mais toutes celles que la talle avait émises depuis le début, même si elles avaient disparu entre

temps. Il nous a été possible de repérer ces dernières grâce à la connaissance précise de l'organigramme de la touffe (2) et au fait qu'avant la mort de chaque feuille, apparaît son aisselle une talle, qui, elle, reste vivante, du moins dans les conditions où nous avons travaillé.

La vitesse plastochronique est constante dans le temps si les conditions de milieu le sont aussi (12, 13, 22). Elle est accélérée par les fortes températures, certains auteurs ayant trouvé un optimum vers 25°C (6, 14, 21). Elle l'est également par les hauts niveaux d'éclairement (7, 21, 45), que cette action s'exerce sur toute la plante, ou à sa base seulement (45). L'effet de la photopériode est beaucoup plus controversé. La nutrition azotée semble avoir généralement peu d'effet.

a) *Étude des courbes d'apparition en fonction du temps*

Nous avons représenté sur les planches VI et VII les nombres de feuilles apparues au total à chaque date sur les talles principales et, pour quelques traitements, sur les quatrièmes talles primaires, pour les semis de 1959 et de 1961.

Nous avons représenté différemment la phase végétative et la phase reproductrice : en effet, il y avait lieu de s'attendre à une allure différente des courbes par suite de l'élongation de la tige (qui soulève les bases des feuilles successives, hâtant leur apparition) et de la modification morphologique des feuilles qui suit le stade « Doubles Rides » : allongement des gaines, raccourcissement des limbes (11). De plus, cette seconde phase doit normalement se terminer par un palier, car à partir du début de la mise à fleurs, les ébauches foliaires de l'apex avortent : la phase reproductrice voit donc l'apparition des seules feuilles initiées mais non encore apparues avant elle, et ce nombre est limité. La dernière d'entre elles est celle d'où sortira la panicule à l'épiaison (pl. V, 3).

Nous avons donc représenté les courbes en trait plein avant la réalisation des premiers stades « Stries Blanches », en pointillé ensuite.

Les planches VI et VII montrent que, en phase végétative, si la vitesse n'est pas constante, les courbes correspondant aux différents traitements semblent grossièrement parallèles, une même année. Ceci fait penser que les conditions de milieu instantanées ont une action prépondérante. Nous cherchons plus loin à estimer cette influence, puis à l'éliminer afin de nous permettre de mieux comparer entre eux les différents traitements.

Les courbes d'apparition des feuilles en phase reproductrice sont beaucoup plus irrégulières à partir de juin en 1960, et de mars en 1962 ; on voit en particulier le nombre de feuilles diminuer d'un prélèvement à l'autre dans certains cas. Ceci ne peut être que le fait de l'échantillonnage. Les plantes prélevées à une date donnée l'ont toujours été côte à côte sur le terrain (pour une même répétition en 1961-1962). Il se pourrait que des microhétérogénéités du sol se soient faites plus nettement sentir à ces périodes où les plantes étaient déjà volumineuses et où l'apparition de tiges entraînait de gros besoins en éléments nutritifs.

Ces courbes paraissent également moins semblables entre elles qu'en phase végétative : elles semblent commencer par un palier en semis précoce seulement (S₁, 1961), suivi d'une augmentation plus ou moins rapide et d'un dernier palier. Nous n'insisterons pas ici sur cette phase, que nous avons discutée dans notre thèse

et qui nous amène seulement à une conclusion hypothétique : à partir de l'initiation de l'élongation caulinaire (Stade Stries-Blanches), les ébauches de feuilles ralentiraient considérablement leur croissance.

Nous nous étendrons plus longuement sur l'apparition de feuilles en phase végétative.

b) *Étude du rythme d'apparition en phase végétative*

Nous avons cherché à éliminer l'influence de la température sur la vitesse de tout processus biologique, en remplaçant le temps par une fonction de la température enregistrée dans un poste météorologique situé à proximité.

La forme de cette fonction dépend de la relation entre vitesse et température. Cette relation, on le sait, ne répond pas à une loi simple ; mais, expérimentalement, elle peut se rapprocher de la loi de VAN'T HOFF ($v = ae^{b\theta}$) ou d'une loi linéaire ($v = a\theta + b$)

Nous avons testé l'ajustement de ces deux équations à nos données, en testant la linéarité de la relation existant entre le nombre de feuilles apparues à une date donnée d'une part, et l'intégrale des vitesses entre le semis et cette date d'autre part.

Il n'a pas été possible de trouver une valeur de Q_{10} telle que la loi de VAN'T HOFF s'adapte mieux à l'ensemble de nos données qu'une loi linéaire où le « zéro de végétation » était de 0°C. Il aurait fallu en déterminer une pour chaque traitement, et nous l'aurions obtenue avec une fort mauvaise précision. De plus, ces valeurs auraient dépassé 3,5 pour certains traitements : on peut douter qu'un tel Q_{10} corresponde à la réalité biologique.

Pour tenir compte de l'influence possible du rayonnement, nous avons testé la valeur du coefficient $K = \theta \sqrt{R}$ de GESLIN (23) : elle s'est révélée encore moins bonne.

Nous avons donc retenu la relation :

$$v = a\theta$$

qui nous amène à exprimer le nombre de feuilles apparues en fonction de l'intégrale de la courbe des températures enregistrées ; c'est cette grandeur que les auteurs français désignent sous le nom de *somme des températures*. S'il exprime bien le mode opératoire utilisé, ce terme est impropre car en réalité ce ne sont pas des températures qui sont sommées, mais des *produits* température $\times$ temps. En effet, dans les limites d'une loi de linéarité au-dessus d'un zéro de végétation de 0°C, une température deux fois moindre pendant un temps double a une action identique.

C'est pourquoi nous préférons la terminologie utilisée par ARNOLD (1) pour désigner la même grandeur : *somme de degrés $\times$ jours*, où le terme « degrés » désigne des températures moyennes journalières.

a) *Action de différents facteurs sur la vitesse d'apparition de feuilles sur la talle principale.*

Cette vitesse peut être caractérisée par la pente a de la droite de régression entre le nombre de feuilles et la somme de degrés $\times$ jours.

Le tableau 1 indique les probabilités correspondant aux différences dues à l'action des facteurs intervenant dans nos expériences. Les valeurs de a ainsi comparées sont portées sur la planche VIII.

On voit que les deux *variétés* utilisées ont été peu ou pas différentes quant au rythme phyllochronique, puisque les valeurs de a leur correspondant se sont inversées d'une année à l'autre, et que les probabilités n'ont jamais été extrêmement faibles.

Par contre, une date de semis de plus en plus tardive a progressivement diminué la vitesse phyllochronique en 1961-1962. Cette diminution, peu sensible entre les deux premiers semis, devint nette entre les suivants, et flagrante si on compare les extrêmes. Un tel effet ne s'est pas fait sentir en 1959-1960.

Il nous paraît difficile de savoir quel est le facteur du milieu responsable de cette influence : en effet, au cours de l'automne, ces facteurs varient tous à la fois, et trois valeurs de a seulement ne permettent pas de tracer une courbe suffisamment précise pour rechercher des concordances chronologiques. Tout au plus peut-on penser que les principales variations ont porté sur la photopériode et l'énergie lumineuse, ce qui serait en accord avec les résultats de la bibliographie.

Il n'en reste pas moins, et cela nous paraît important, que *la vitesse d'émission des feuilles ne dépend pas seulement de la température*, puisque celle-ci a été éliminée par notre mode de calcul, *mais également d'autres facteurs du milieu*.

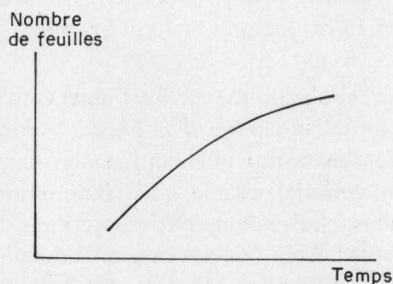
Ceci est encore plus net si on examine l'effet de la *compétition*, le plus important de tous, sans qu'on puisse savoir s'il était dû à la diminution de la lumière disponible ou de la quantité de sol explorée par les racines.

L'effet de *l'année* a également été très fort, même lorsqu'on compare les traitements dont les coefficients a se rapprochent le plus. Cela se comprend aisément si l'on se souvient que 1959 a correspondu à des semis très tardifs et à de fortes densités de peuplement. Il n'y a donc pas là de résultat nouveau.

La conclusion générale de ces comparaisons est que, une fois éliminée l'influence de la température, la vitesse phyllochronique est variable : elle diminue quand l'automne avance, ou sous l'influence de la compétition.

Il n'y a apparemment là rien de surprenant. Cependant, à y regarder de plus près, ce résultat renferme une contradiction : la relation entre la production de feuilles et la température ne devrait pas être linéaire : en effet, *si la pente de la droite correspondante varie avec le milieu, elle devrait varier au cours du temps*. Ainsi, les semis précoces devraient avoir, en fin de saison, une pente analogue à celle des semis tardifs, c'est-à-dire plus faible. De même pour la compétition : au fur et à mesure que l'espace aérien et souterrain occupé par chaque plante augmente, la compétition se fait plus intense : la pente devrait donc diminuer quand le temps avance.

Nos courbes devraient ainsi avoir la forme suivante, surtout pour les semis précoces.



Il est vrai que les valeurs des coefficients a ne sont pas extrêmement différentes, et que la diminution de pente peut par conséquent être difficile à déceler sur les courbes. Il est vrai aussi que ce sont justement les semis précoces qui nous ont donné les moins bons tests de linéarité : la raison n'en serait-elle pas que, précisément, leurs courbes sont incurvées vers le bas ?

Pour nous en rendre compte, portons sur un même graphique (pl. IX, gr. 1), l'évolution du nombre de feuilles en fonction de la somme de degrés $\times$ jours, comptés non plus à partir de la date de semis de chaque traitement, mais de la date du premier semis, pour S_1D_1P , S_2D_1P et S_3D_1P de 1961. Ce mode de représentation situe sur une même verticale des événements simultanés.

Considérons alors dans les premiers semis, les prélèvements contemporains de ceux effectués sur S_3D_1P . Traçons la droite passant par leur point moyen et de même pente que S_3D_1P (en pointillé sur le graphique). Nous constatons que ces droites s'ajustent nettement moins bien aux points expérimentaux que celles qui sont calculées à partir de l'ensemble des prélèvements de chaque traitement.

Nous sommes donc obligés de conclure que *la vitesse phyllochronique, à température égale, est déterminée dès le début de la vie de la talle* et qu'elle reste constante par la suite.

L'étude de l'action de la compétition nous amène-t-elle à la même conclusion ? Réexaminons, planche VIII, les graphiques des talles principales de S_1D_1P et S_1D_2P en phase végétative (en haut, à gauche et à droite, respectivement). Le premier semble bien linéaire, et on voit mal comment on pourrait y adapter une courbe incurvée vers le bas. Pour le semis dense, par contre, on a l'impression que la pente est plus forte avant le 3^e prélèvement qu'après. Mais la courbe semble ensuite se redresser légèrement. En fait, si on fait abstraction du troisième prélèvement, les autres points sont presque exactement alignés ; nous l'avons vérifié en recalculant le test de linéarité de S_1D_2P , après exclusion du troisième prélèvement : nous trouvons une probabilité de 0,48, c'est-à-dire une linéarité presque parfaite. On peut donc dire que l'impression d'avoir, pour le semis dense, une courbe infléchiée vers le bas, n'est qu'une illusion, due à un seul point légèrement aberrant, par suite sans doute de l'emplacement correspondant sur le terrain. En d'autres termes, l'étude de l'action de la compétition nous amène à la *même conclusion* que l'étude des dates de semis.

L'ensemble de ces résultats peut être synthétisé de la manière suivante :

1. *La vitesse d'émission des feuilles dépend essentiellement de la température* (puisque les variations du coefficient a sont faibles de toute façon).
2. *Elle dépend aussi d'autres éléments* (lumière, nutrition racinaire).
3. *Mais seule la température peut faire varier la vitesse phyllochronique pendant toute la vie d'une talle : les autres facteurs ne la déterminent qu'au début, de façon irréversible.*

Comment ce fait peut-il s'expliquer ? Nous nous contenterons d'une *hypothèse* : ces facteurs exerceraient leur action sur le *rythme plastochronique* : l'initiation des feuilles sur l'apex semble en effet beaucoup plus rapide que leur apparition à l'extérieur. GALLAIS (communication verbale) estime qu'il faut environ deux jours entre les initiations de deux ébauches foliaires consécutives sur l'apex, à la température du laboratoire sur *Lolium* et *Festuca*. Cela fait environ 40 « degrés $\times$ jours » par feuille. Le plus fort nombre moyen de feuilles obtenu en phase végétative est 13 (cas de

S_1D_1P). Toutes ont donc pu être initiées en 400 à 450 « degrés $\times$ jours » à partir du semis, si on tient compte du fait que l'embryon contient déjà 2 à 3 ébauches. Cette période correspond bien à ce qui nous apparaît comme le début de la vie de la talle, puisque un prélèvement seulement a pu être fait sur S_1D_1P pendant ce temps.

b) *Interaction entre talles pour l'apparition des feuilles*

Pour étudier ces interactions, nous avons suivi, pour S_1D_1P et S_1D_2P , en 1961-1962, la quatrième talle primaire. Nous pouvons donc comparer le rythme phyllochronique de cette dernière avec celui de la talle principale. Néanmoins ceci appelle une précaution : en effet, dans les premiers prélèvements de S_1D_2P , les plantes ne possédaient pas toutes leur quatrième talle primaire, mais seulement celles dont la croissance était la plus rapide. Dès lors, la comparaison avec la talle principale de ce traitement n'était plus valable car les deux coefficients a n'étaient pas calculés sur des plantes semblables. Pour pouvoir nous livrer à cette comparaison, nous avons recalculé le coefficient a pour les talles principales en tenant compte seulement des plantes possédant au moins quatre talles primaires. La régression ainsi obtenue figure en pointillé sur la planche VIII. Elle est inférieure à celle de la quatrième talle primaire. La différence est dans le même sens, encore plus forte, si on considère S_1D_1P (pl. VIII).

Le tableau 1 montre que c'est seulement dans le cas de S_1D_1P qu'on peut affirmer que la quatrième talle primaire émet ses feuilles plus vite que la talle principale.

TABLEAU I

Comparaison des rythmes phyllochroniques

Facteur de variation	Comparaison effectuée	Seuil de probabilité
Date de semis	1959 : S_1P et S_2P	0,65
	1961 : S_1D_1P et S_2D_1P	0,35
	1961 : S_2D_1P et S_3D_1P	0,005
	1961 : S_1D_1P et S_3D_1P	0,000 2
Compétition	1961 : S_1D_1P et S_1D_2P	0,000 000 2
Variété	1959 : S_1P et S_1T	0,10
	1961 : S_1D_1P et S_1D_1T	0,02
Année	S_1D_2P et S_1T (traitements dont les valeurs b sont les plus proches)	0,000 000 2
Interactions entre talles	1961 : S_1D_1P : talle principale et quatrième talle primaire ..	0,02
	S_1D_2P : talle principale et quatrième talle primaire ..	0,7
	Talle principale de S_3D_1P et qua- trième talle primaire de S_1D_1P	0,000 25

Mais cette conclusion n'est en réalité pas suffisante telle quelle : en effet, ces deux talles ne diffèrent pas seulement par leur position sur la plante, mais par la date à laquelle elles apparaissent : c'est donc à des talles principales qui leur soient contemporaines qu'il faut en réalité comparer les quatrièmes talles primaires du semis précoce.

Cela est possible pour celles de la densité D_1 , car elles ont 2 feuilles en moyenne, à peu près en même temps que les talles principales du troisième semis (S_3D_1P).

Or, ces dernières ont une vitesse phyllochronique inférieure à celles de S_1D_1P : la différence avec les quatrièmes talles primaires est donc encore plus forte, et le tableau 1 montre que cette différence est quasi-certaine. Le graphique 2 de la planche IX permet bien de s'en rendre compte.

Pour la forte densité D_2 , nous n'avons pas de semis tardif. Tout ce que nous savons, c'est que la quatrième talle primaire a une vitesse phyllochronique au moins égale à celle de la talle principale de la même plante, quoi que celle-ci ait vécu à une époque plus favorable à un rythme rapide. Il est donc probable que si nous avions pu comparer des talles contemporaines, nous aurions obtenu le même résultat que précédemment.

Nous pouvons en tout cas affirmer qu'il existe une interaction entre talles pour la vitesse d'apparition des feuilles en phase végétative. Cette interaction prend la forme d'une collaboration apportée par les premières talles à celles d'ordre plus élevé.

Nous n'avons pas d'éléments pour analyser les causes de cette collaboration. Mais il nous semble possible qu'elles soient tout simplement d'ordre trophique : nous savons qu'au début de sa vie, une talle-fille vit des assimilats et produits d'absorption racinaire de sa talle-mère. Or, nous avons vu que c'est précisément à cette époque que des facteurs trophiques (comme la compétition) déterminent la vitesse phyllochronique ultérieure, abstraction faite de la température.

2. Dimensions des feuilles

Dans l'expérience de 1961-1962, nous avons étudié les dimensions de quelques feuilles, choisies comme repères jalonnant la croissance, sur les deux densités de peuplement du premier semis du génotype précoce (S_1D_1P et S_1D_2P).

Nous avons ainsi choisi : la quatrième feuille de la talle principale, puis la quatrième et la huitième feuille de la quatrième talle primaire.

Nous avons mesuré leur largeur (vers la base du limbe, là où cette dimension est maximum) et leur longueur (gaine comprise). Les mesures n'ont été faites que sur des feuilles ayant atteint leurs dimensions définitives.

Le rôle des principaux facteurs du milieu, la lumière et la température, a été étudié par de nombreux auteurs (7, 14, 31, 43, 51 à 53) dont les conclusions sont remarquablement homogènes : une faible intensité d'éclairement ainsi que de fortes températures, non seulement provoquent l'étiollement par augmentation de la longueur des feuilles, mais diminuent leur largeur, comme d'ailleurs leur épaisseur et leur poids. (La longueur étudiée est généralement celle du limbe seul.)

Lorsqu'on les compare à énergie lumineuse égale, les photopériodes longues augmentent les dimensions des feuilles, surtout leur longueur.

La planche X représente les dimensions moyennes des feuilles étudiées.

Les deux premières d'entre elles sont apparues en phase végétative. Leur taille ne dépend pas de la date, c'est-à-dire du fait qu'elles appartiennent ou non à une plante à croissance rapide. On aurait pu s'attendre néanmoins à une évolution en fonction des conditions de milieu pendant la croissance de la feuille. Mais ces conditions varient de telle sorte que leurs effets se compensent : ainsi la photopériode et l'énergie lumineuse, dont les valeurs élevées ont des effets opposés sur les longueurs de feuilles, augmentent ensemble.

TABLEAU 2

Comparaison des dimensions des feuilles adultes

4 ^e feuille de la	Dimension	S ₁ D ₁ P			S ₁ D ₂ P			Seuil de probabilité de la différence entre moyennes
		N	Moyenne	Variance	N	Moyenne	Variance	
Talle principale	Longueur	67	98,4	278	72	103,5	183,5	0,05
	Largeur	79	4,02	0,211	80	3,86	0,267	0,05
4 ^e talle primaire	Longueur	42	94,3	609	12	98,1	213	0,50
	Largeur	48	4,02	0,468	17	3,79	0,346	0,20
Seuil de probabilité de la différence	Entre longueurs		0,35			0,25		
	Entre largeurs		1,00			0,65		

L'absence d'évolution avec le temps permet de considérer comme un seul échantillon des feuilles de même ordre mesurées sur un traitement lors de prélèvements successifs. Nous pouvons alors comparer du point de vue de la dimension des feuilles, d'une part les traitements D₁ aux traitements D₂, d'autre part les deux talles sur un même traitement : la première comparaison correspond à l'effet de la compétition, la seconde à celui des interactions entre talles. Le tableau 2 montre qu'aucune des probabilités correspondant aux différences entre moyennes, n'est inférieure à 0,05. Certaines lui sont égales. Mais il faut tenir compte du fait que, par suite de contraintes matérielles, les plantes prélevées à une date donnée étaient côte à côte sur le terrain, et non réparties au hasard ; le seuil réel de signification se trouve, de ce fait, abaissé.

La huitième feuille de la quatrième talle primaire, elle, ne se prête pas aux comparaisons statistiques ci-dessus, car sa longueur varie avec sa date d'apparition. Nous avons pu en trouver l'explication dans le fait que cette feuille apparaît, généralement, en phase de reproduction, donc le long de la tige.

Malgré l'absence de comparaison statistique possible, le graphique confirme les conclusions tirées ci-dessus quant à la compétition.

En résumé, nous n'avons pu mettre en évidence *aucune action de la compétition, ni aucune interaction entre talles, sur les dimensions des feuilles.*

3. Le tallage

La bibliographie sur ce sujet est très importante et il serait impossible d'en faire ici une revue complète. Donnons-en les principales conclusions.

Tous les chercheurs ont signalé l'influence favorable des hauts niveaux d'éclairement. Les autres facteurs du milieu ont donné des résultats contradictoires ; ainsi la nutrition azotée est en général favorable au tallage, mais seulement si le niveau d'éclairement est élevé, sinon c'est l'inverse (4). Une hypothèse a été émise pour résoudre ces difficultés : le principal facteur limitant du tallage serait le niveau de glucides solubles disponible.

L'action de la température s'explique si on remarque que les talles naissent à l'aisselle des feuilles : le nombre de celles-ci joue donc le rôle de facteur limitant. Or, si les fortes températures accélèrent l'apparition des feuilles, elles ralentissent celles des talles à nombre de feuilles égal. Le résultat est une courbe à optimum (8, 10, 22, 44).

Le tallage ne dépend pas seulement du milieu extérieur : il subit une *crise* unanimement constatée, lors de l'évolution de la plante vers la floraison. Ainsi REBISCHUNG (in 39) a constaté que toutes les talles apparues après la fin de l'hiver disparaissaient à ce moment, sur *Dactylis glomerata* L. MANSAT (41) a observé un phénomène analogue, mais plus bref, sur *Lolium italicum*.

La liaison entre cette crise et l'évolution reproductrice est indubitable (10, 15, 48). D'où l'idée qu'elle soit due à une inhibition de type hormonal. En appliquant de l'acide indol- β -acétique à l'emplacement d'apex coupés, LEOPOLD (37) a pu, en 1949, contrôler le phénomène.

Cette théorie a cependant été depuis, remise en question (27). Il est certain que, pour les graminées par exemple, d'autres explications peuvent être avancées : en effet, l'apparition de tiges reproductrices, dont la croissance est très rapide, entraîne une forte augmentation des besoins nutritionnels, donc peut-être une compétition entre talles, dont l'intensité ne peut être qu'augmentée par l'existence des connexions vasculaires.

De plus, l'ombre portée par les tiges allongées ne peut que nuire au tallage à la base, puisque la lumière est le principal facteur de celui-ci.

Même les expériences de LEOPOLD ne sont pas probantes, car par ses applications d'auxine il agissait aussi sur la croissance de la tige.

Si la concordance entre la crise du tallage et la phase reproductrice est bien établie dans ses grandes lignes, il n'y a pas de parallélisme avec un stade précis, selon les auteurs (18, 39) qui, il est vrai, ont travaillé sur des espèces différentes.

La nutrition semble avoir une certaine influence sur la crise du tallage mais les résultats sont souvent ambigus ou contradictoires (2, 3, 34, 57).

Le problème n'est donc pas résolu. Peut-être existe-il une interaction entre les influences trophique et hormonale (27).

Nous avons représenté planche XI l'évolution du nombre de talles dans les expériences de 1959-1960 et de 1961-1962. Comme précédemment, les graphiques de 1959-1960 se basent sur les seules plantes dont la mise à fleurs s'est effectuée normalement. On voit que cette année-là, la vitesse de tallage, d'abord croissante, a diminué fortement (en mai), pour augmenter de nouveau (vers juin).

L'allure générale des courbes de 1961-1962 est semblable, à l'exception de la reprise finale du tallage ; mais aucune conclusion ne peut en être tirée, car notre expérience a dû être interrompue fin mai pour les semis précoces, mi-juin pour les autres ; en effet, toutes les talles jeunes ont alors été détruites par une maladie cryptogamique qui s'est attaquée aux apex.

Ces graphiques confirment l'existence d'une *crise du tallage* au printemps (sauf pour S_3D_1P), mais *sans disparition de talles*.

Ils concernent le nombre total de talles par plante. Pour pouvoir les interpréter en fonction du nombre de feuilles, nous avons, à chaque prélèvement, compté les talles primaires, c'est-à-dire apparues sur la talle principale, dont nous connaissions le nombre de feuilles. Nous avons représenté l'évolution parallèle de ces deux grandeurs, planches XII et XIV, en séparant les phases végétative et reproductrice comme sur les planches VI et VII. Leur examen montre que l'arrêt du tallage *n'est pas dû à un arrêt de la production de feuilles*.

Nous pouvons donc *décomposer le tallage en trois périodes* :

au début, il suit la production de feuilles

puis, il s'arrête

enfin, il repart.

Nous allons maintenant étudier successivement les deux premières périodes : nous n'avons pas assez de données pour tirer des conclusions sur la dernière.

a) *Étude de la première période de tallage actif*

Les planches XII à XIV montrent qu'à cette époque, l'apparition de feuilles et celle de talles sur la talle principale, sont assez parallèles : la seconde semble seulement un peu plus lente.

Pour obtenir une meilleure précision, nous avons pour cette période, fait figurer planche XV l'évolution de la différence entre ces deux courbes, c'est-à-dire du nombre de jeunes feuilles de la talle principale, à l'aisselle desquelles une talle primaire n'est pas encore apparue (« feuilles sans talles »). Cette représentation a l'avantage non seulement d'être plus « parlante » mais de moins être soumise aux hasards de l'échantillonnage, qui jouent dans le même sens sur les deux termes de la différence.

La planche XV montre à l'évidence qu'en 1960, l'évolution du nombre de feuilles sans talles a été *parallèle pour tous les traitements*. Ceci implique une *action rapide des facteurs du milieu*, contrairement à ce que nous avons observé pour les feuilles.

En ce qui concerne 1962, il est difficile de conclure : en effet, jusqu'en mars on ne constate pas de grandes oscillations : seulement une lente augmentation pour tous les traitements. Puis la courbe s'arrête car le palier du tallage commence, sauf pour S_3D_1P qui, étant seul, ne permet pas de comparaison.

Néanmoins, ces graphiques ne s'opposent pas à la conclusion tirée des précédents, à une exception près : le prélèvement du 10 avril sur D_2D_1P . A notre avis, il s'agit là d'un point aberrant ; on voit sur le second graphique de la planche XIII qu'à cette date, le nombre de talles était anormalement fort, celui de feuilles anormalement faible, par rapport à l'évolution générale de ces grandeurs. Il nous semble imprudent d'en tenir compte.

Nous pensons donc pouvoir généraliser les résultats obtenus dans l'expérience de 1959-1960, suffisamment explicite : *à nombre de feuilles donné, le tallage dépend de l'action à court terme des facteurs du milieu*. Celle-ci s'exerce donc sur la croissance des bourgeons de talles plutôt que sur leur initiation, qui est très antérieure.

Il aurait été intéressant de savoir à quels paramètres du milieu répondait ainsi le développement des bourgeons de talles. Nous avons examiné le rôle possible de la température, et celui du rayonnement global. Nous n'avons pu aboutir à des conclusions claires. Il aurait probablement fallu tenir compte des températures de jour et de nuit, ainsi que du fait que, lorsque les plantes croissent, elles reçoivent une proportion toujours plus faible du rayonnement global, à cause de l'ombrage mutuel des feuilles : ce qui pourrait expliquer la tendance générale à un retard de l'apparition des talles par rapport à celle des feuilles, avec l'âge, surtout au début de l'expérience de 1961-1962.

Le mode de représentation adopté planche XV permet également de comparer entre eux les traitements : ainsi, les plantes des semis tardifs ont eu moins de feuilles sans talles que celles des semis précoces, à date égale. Cela n'est peut-être qu'une conséquence de l'évolution avec l'âge dont il vient d'être question.

On peut constater également une tendance à un meilleur tallage de la variété tardive, qui ne semblait pas avoir moins de feuilles (pl. VIII et tabl. 1). Ceci se retrouve au niveau du tallage total, un peu supérieur pour cette variété pendant cette période (pl. XI).

Baucoup plus intéressant est le fait que *la densité de peuplement n'a aucun effet sur le nombre de feuilles sans talles* : les courbes S_1D_1P et S_1D_2P sont presque confondues (pl. XV, 1962).

Ainsi donc, si la compétition entre plantes diminue leur tallage, ce qui est journallement constaté par tous les agronomes et signalé par de nombreux auteurs, *c'est uniquement en diminuant la vitesse phyllochronique, du moins dans les premiers mois de vie des plantes, en l'absence de fortes chaleurs et de sécheresse*.

b) Étude de la crise du tallage.

Si nous avons affaire à une inhibition du tallage du type purement hormonal, celle-ci doit être liée au stade de développement atteint par les tiges inhibitrices puisque rien de tel ne se manifeste en phase végétative. Recherchons donc les concordances chronologiques entre les deux phénomènes.

Sur les planches XI à XIV, représentant le tallage total ou primaire, nous avons porté les dates médianes des différents stades du développement des talles principales. Ces dates sont celles où 50 p. 100 des plantes avaient franchi le stade indiqué. Nous avons également figuré le moment où les talles principales avaient atteint 2 cm de longueur : les planches XVI et XVII montrent en effet que ce moment marque le début de l'élongation caulinaire rapide, et il se pourrait qu'un flux hormonal soit déclenché par ce phénomène.

Examinons ces graphiques. Dans l'expérience de 1959-1960 (pl. XI et XII) tout s'est passé très vite : les stades du développement se sont succédés très rapidement, souvent dans l'intervalle entre deux prélèvements, et la crise du tallage a débuté au même moment pour tous les traitements. Ce moment semble se situer aux alentours du stade B (ébauche de glumes), un peu avant ou un peu après, mais il aurait

fallu que nous ayions effectué des prélèvements beaucoup plus fréquents, quasi quotidiens, à cette époque, pour en tirer une conclusion.

L'expérience de 1961-1962 (pl. XI, XIII et XIV) nous apporte, elle, des renseignements beaucoup plus clairs. Le tallage de la plante entière (pl. XI) s'arrête pour le semis dense (S_1D_2P) bien avant la première manifestation de mise à fleurs ; cette cessation a lieu entre les stades « Stries Blanches » et « Doubles Rides » pour S_1D_1P , aux environs du stade B pour S_2D_1P et S_1D_1T , et elle ne s'est pas encore produite après l'épiaison pour le dernier semis (S_3D_1P).

Mais c'est surtout sur ses propres talles-filles que la talle principale doit exercer une éventuelle inhibition hormonale : examinons donc le tallage primaire (pl. XIII et XIV) : cette fois, c'est pour trois traitements que la crise commence avant même le stade « Stries Blanches » : la forte densité (S_1D_2P), la variété tardive (S_1D_1T) et le premier semis de la variété précoce à faible densité (S_1D_1P). Elle débute encore au stade B pour S_2D_1P et ne se manifeste toujours pas pour S_3D_1P , sauf peut-être un certain ralentissement dont l'origine se situerait entre les stades D. R. et B et qui se terminerait un peu avant l'épiaison.

Il n'y a donc aucune concordance précise entre un stade du développement et le début de la crise du tallage. Celle-ci est-elle due alors à des facteurs trophiques ? On peut imaginer une autre explication : il s'agirait d'une conséquence lointaine, mais purement hormonale, d'une des étapes *préparatoires* de la mise à fleurs — étapes que nous n'avons pas pu repérer.

Il est néanmoins remarquable que ce sont précisément les traitements où la végétation est la plus dense à un moment donné (la forte densité, puis les autres semis précoces) qui subissent l'arrêt de tallage le plus net et le plus précoce par rapport à la mise à fleurs et vice versa, au point que, pour tous les traitements à 7,5 cm entre plantes (D_1) le nombre de talles primaires cesse d'augmenter lorsque ces dernières atteignent le même nombre : huit.

Ces faits semblent montrer que la crise du tallage est, au moins en grande partie, conditionnée par la compétition nutritionnelle entre talles.

Ils sont cependant insuffisants pour conclure. Il se pourrait aussi qu'existe, par exemple, une période d'inhibition hormonale qui serait seulement étendue dans le temps et intensifiée par la compétition. Ce pourrait être elle qui aurait provoqué le léger ralentissement observé chez S_3D_1P .

Pour élucider ce problème, nous avons réalisé, en collaboration, quelques expériences complémentaires, que nous publierons dans un prochain article.

CONCLUSION

L'influence des variations du milieu sur la construction de la touffe se manifeste extrêmement tôt, dès la *formation des ébauches de feuilles* sur l'apex, puisque nous avons montré que c'est elle seule, très probablement, qui offre une réponse nette aux changements de l'ensemble des facteurs écologiques, en particulier la compétition. *La vitesse de leur développement ultérieur, mesurée par l'apparition des feuilles successives, ne dépend plus, en effet, pour l'essentiel, que de la température.*

A chaque ébauche de feuilles correspond un *bourgeon de talle* : son développement restera, lui, sensible aux variations momentanées des facteurs du milieu.

La compétition entre plantes, si elle agit sur le nombre des organes n'agit pas, ou non significativement, sur leurs dimensions. Les seuls organes affectés au début sont les feuilles, non les talles.

Mais plus tard, lors de la montaison, *Festuca pratensis* présente, comme d'autres graminées, une crise du tallage, et il semble que les facteurs de compétition aient un rôle à y jouer, que nous préciserons dans un prochain article.

Outre ces problèmes de compétition, nous avons décelé un cas d'interaction entre talles, pour la vitesse d'apparition des feuilles (mais non pour leurs dimensions) : cette vitesse est plus grande chez les talles-filles. Ce cas n'est pas unique : dans les articles où nous avons résumé la partie de ce travail qui concerne la mise à fleurs (25,26), nous avons montré qu'une interaction de même sens existe aussi pour la réalisation des exigences préparatoires à la mise à fleur, mais qu'au moment de la réalisation de cette dernière, le sens de cette interaction s'inverse.

Reçu pour publication en janvier 1969.

SUMMARY

SOME ASPECTS OF THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF THE WHOLE GRAMINACEOUS PLANT UNDER NATURAL CONDITIONS *FESTUCA PRATENSIS* HUDS.

I. — CONSTRUCTION OF THE TUFT

Regular sampling of whole plants of *Festuca pratensis* HUDS. were carried out, from the time of sowing in September/October until flowering in July, with dissection of all the tillers, in three experiments made between 1957 and 1962.

Two genetic types, of differing earliness, were used in order to vary the ecological needs. Successive sowings were made from September to November, to differentiate the age and the order of a tiller and to vary the parameters of the environment : two sowing rates (7.5×70 and 2.5×70 cm) were used to get different competition conditions.

The development of the plant towards reproduction was marked by noting the following successive stages :

- white stripes (S. B.) : appearance, on sectioning the stem, of the first signs of the internodes (Plate I, 2 and 4)
- double ridge (D. R.) : appearance of the first signs of the branching of the inflorescence (Plate III, 2)
- B : appearance of the first signs of the glumes (Plate IV, 4)
- C : appearance of first signs of stamens (Plate V, 2)
- E : heading (Plate V, 3)
- F : flowering.

To simplify the graphs of this article, the following notation has been used :

S_1, S_2, S_3 : sowing dates (early to late)
 D_1, D_2 : plant density (low, high)
 P, T : genetic type (early, late).

Example : $S_1 D_2 T$: early sowing at high density of late genetic type.

1. Study of the speed of leaf appearance in the vegetative phase

— On each tiller we counted not only each living leaf but also all those which had appeared since the start.

a) *Action of environmental factors.*

In the vegetative phase there is an almost linear relationship between the speed of leaf appearance and the temperature.

Consequently, Plate VIII shows the number of leaves that have appeared, as a function of the « sum of degrees $\times$ days ». This plate and table 1 show that *the speed of leaf appearance does not depend solely on temperature but also upon other characteristics of the environment.*

However, this speed, expressed as a function of temperature, *does not vary with time*, whereas environmental conditions change (Plate VIII, Plate IX, fig. 1). It is thus *predetermined from the start of life of the tiller*, by the value of the parameters of the environment other than temperature alone. We think that these parameters act on the *formation of leaf primordia on the apex.*

b) *Interaction between tillers.*

There is an interaction between tillers as regards the speed of leaf appearance (Table I, Plate IX, fig. 2). This interaction takes the form of a collaboration brought by the first tillers to those of higher orders.

2. *Study of leaf size*

We have found no evidence of any effect of competition, nor any interaction among tillers, on leaf size (Plate X, Table II).

3. *Study of tillering*

Festuca pratensis undergoes a shortage in tillering in the spring but with no loss of tillers (Plate IX).

This cessation of tillering is not due to the cessation of leaf production (Plates XII to XIV).

In the vegetative phase, the number of tillers evidently depends on the number of leaves, but, for any given number of leaves, tillering *will depend, in the short term, on environmental factors* (Plate XVI). Among these factors, *stand density plays no perceptible part.*

Lastly, there appears to be *no exact coincidence between the start of the tillering crisis and any particular stage of the plant's development* (Plates XII, XIV and XV). It is even noticeable that the plots in which the vegetation is most dense at any particular moment show the most strongly marked arrest of tillering, and the earliest as compared with the evolution towards flowering.

These facts suggest that the tillering crisis is, to a great extent at least, conditioned by *nutritional competition* between tillers.

To investigate this possibility we carried out, in collaboration with others, a few additional experiments, which we shall publish in a forthcoming paper.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- (1) ARNOLD Ch. Y., 1959. The determination and significance of the base temperature in a linear Heat Unit System. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.*, **74**, 430-445.
- (2) ASPINALL D., 1961. Control of tillering in the barley plant. I. Pattern of tillering and its relation to nutrient supply. *Austral. J. biol. Sci.*, **14**, 493-505.
- (3) ASPINALL D., 1963. The control of tillering in the barley plant. II. The control of tiller-bud growth during ear development. *Austral. J. biol. Sci.*, **16**, 285-304.
- (4) AUDA H., BLASER R. E., BROWN R. H., 1966. Tillering and carbohydrate contents of orchardgrass as influenced by environmental factors. *Crop. Sci.*, **6**, 2, 139-143.
- (5) BARTEL A. T., MARTIN J. H., HAWKINS R. S., 1935. Effect of tillers on the development of grain sorghum. *J. amer. Soc. Agron.*, **27**, 707-714.
- (6) BEEVERS L., COOPER J. P. Influence of temperature on growth and metabolism of ryegrass seedlings. I. Seedling growth and yield components. *Crop. Sci.*, **4**, 2, 139-143.
- (7) BEEVERS L., EDWARDS K. J. R., 1960. Biochemical variation. *Rep. Welsh Plant Breed. Stat.*, 19-21.
- (8) BLACKMAN G. E., BLACK J. N., 1959. Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. IX. A further assessment of the influence of shading on the growth of different species in the vegetative phase. *Ann. Bot. (London) N. S.*, **23**, 51-63.
- (9) BOMMER D., 1961. Bamen-vernalisazion perennierender Gräserarten. *Z. Pflanzenzücht*, **46**, 2, 105-111.
- (10) BOMMER D., 1962. Experiments on the physiology of tillering in perennial grasses. *Ann. Meet. West. Soc. Crop. Sci. Bozeman, Montana*, 6 p.
- (11) BORRIL M., 1959. Inflorescence initiation and leaf size in some graminæ. *Ann. Bot.*, **23**, 90, 217-227.

- (12) COOPER J. P., 1951. Studies on growth and development in *Lolium*. II. Pattern of bud development of the shoot apex and its ecological significance. *J. Ecol.*, **39**, 228-270.
- (13) COOPER J. P., 1956. Developmental analysis of populations in the cereals and herbage grasses : I. Methods and Technics. *J. agric. Sci.*, **47**, 262-279.
- (14) COOPER J. P., 1964. Climatic variation in forage grasses. I. Leaf development in climatic races of *Lolium* and *Dactylis*. *J. appl. Ecol.*, **1**, 45-61.
- (15) COOPER J. P., SAEED S. W., 1949. Studies on growth and development in *Lolium*. I. Relation of the annual habit to head production under various systems of cuttings. *J. Ecol.*, **37**, 233-259.
- (16) DAVIS L. A., LAUDE H. M., 1964. The development of tillers in *Bromus mollis* L. *Crop. Sci.*, **4**, 5, 477-480.
- (17) DUNGAN G. H., 1931. An indication that corn tillers may nourish the main stalk under some conditions. *J. amer. Soc. Agron.*, **23**, 662-670.
- (18) EASTIN J. D., TEEL M. R., LANGSTON R. Growth and development of six varieties of Smooth Brome-grass (*Bromus inermis* LEYSS.) with observations on seasonal variation of fructosan and growth regulators. *Crop. Sci.*, **4**, 6, 555-559.
- (19) FEDEROV A. K., 1958. Phasic development in perennial herbage grass. *Agrobiologija* (Moscou), **5**, 57-59.
- (20) FORDE B. J., 1963. Some aspects of phloem translocation in three grass species. Ph. D. Thesis, Univers Calif.
- (21) FRIEND D. J. C., NELSON V. A., FISHER J. E., 1962. Leaf growth of *Marquis* wheat as regulated by temperature, light intensities and daylength. *Canad. J. Bot.*, **40**, 1299-1311.
- (22) FRIEND D. J. C., 1965. Tillering and leaf production in wheat as affected by temperature and light intensity. *Canad. J. Bot.*, **43**, 9, 1063-1076.
- (23) GESLIN, 1944. Étude des lois de croissance d'une plante en fonction des facteurs du climat (température et radiation solaire) : contribution à l'étude du climat du blé. Thèse, Paris.
- (24) GILLET M., TINCHANT D., 1963. Note sur un aspect de la morphologie de quelques graminées. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 3, 309-315.
- (25) GILLET M., 1967. Relations entre les premiers signes de l'élongation caulinaire et ceux de la mise à fleurs chez le *Festuca pratensis* HUDS. *C. R. Soc. Biol.*, **161**, 160-163.
- (26) GILLET M., 1967. Mise à fleurs et corrélations entre talles chez *Festuca pratensis* HUDS. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **264**, 2634-2637.
- (27) GREGORY F. G., VEALE J. A., 1957. A reassessment of the problem of apical dominance. *Symp. Soc. exper. Biol.*, **11**, 1-20.
- (28) HANSON A. A., SPRAGUE V. G., 1953. Heading of perennial grasses under green-house conditions. *Agron. J.*, **45**, 248-250.
- (29) JONARD P., KOLLER J., VINCENT A., 1952. Évolution de la tige et de l'épi chez la variété de blé *Vilmorin 27* au cours de la période de reproduction. *Ann. Amélior. Plantes*, **2**, 1-24.
- (30) LABANAUSKAS C. K., DUNGAN G. H., 1956. Interrelationship of tillers and main stems in oats. *Agron. J.*, **48**, 265-268.
- (31) LANGER R. M. H., 1954. A study of leaf growth in timothy (*Phleum pratense*). *J. Brit. Grassl. Soc.*, **9**, 275-283.
- (32) LANGER R. H. M., 1956. Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense* L.). I. The life history of individual tillers. *Ann. appl. Biol.*, **44**, 166-187.
- (33) LANGER R. H. M., 1957. Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense* L.). II. Growth of the plant in relation to tiller development. *Ann. appl. Biol.*, **45**, 528-541.
- (34) LANGER R. H. M., 1959. Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense* L.). V. Growth and flowering at different levels of nitrogen. *Ann. appl. Biol.*, **47**, 740-751.
- (35) LANGER R. H. M., RYLE G. J. A., 1959. The effect of time of sowing on flowering and fertile tiller production in *S. 48* timothy. *J. agric. Sci.*, **53**, 145-150.
- (36) LEBEDEV P. V., MELJNIK N. J., 1965. Morphogenesis of shoots in *Festuca pratensis* HUDS. in relation to environmental conditions. *Bot. Zh.*, **50**, 5, 614-625.
- (37) LEOPOLD A. C., 1949. Control of tillering in grasses by auxin. *Amer. J. Bot.*, **36**, 437-439.
- (38) LUPTON F. G. H., 1966. Translocation of photosynthetic assimilates in wheat. *Ann. appl. Biol.*, **57**, 355-364.
- (39) MANSAT P., 1964. Physiologie de l'exploitation des graminées dans la prairie. *Fourrages*, **20**, 42-54.
- (40) MANSAT P., 1965. Variation de la longueur de tige et réalisation d'un stade de développement chez les graminées fourragères. *Ann. Amélior. Plantes*, **15**, 1, 53-60.
- (41) MANSAT P., 1965. Tillering evolution in *Lolium italicum*. *Proc. 9th internation. Grassl. Congr.*, 395-398.
- (42) MARSHALL C., SAGAR G. R., 1965. The influence of defoliation on the distribution of assimilates in *Lolium multiflorum* LAM. *Ann. Bot.*, **29**, 115, 365-370.
- (43) MITCHELL K. J., 1953. Influence of light and temperature on the growth of ryegrass (*Lolium* sp.). I. Pattern of vegetative development. *Physiol. Plant.*, **6**, 21-46.

- (44) MITCHELL K. J., 1953. Influence of light and temperature on the growth of rye-grass. II. The control of lateral bud development. *Physiol. Plant*, **6**, 425-443.
- (45) MITCHELL K. J., COLE S. T. J., 1954. Effects of defoliation and shading on short rotation rye-grass. *New Zeal J. Sci. Technol.*, **36**, 6, 586-604.
- (46) MITCHELL K. J., LUCANUS R., 1960. Growth of pasture species in controlled environment. 2. Growth at low temperature. *New. Zeal. J. agric. Res.*, **3**, 4, 647-655.
- (47) MITTRA M. K., WRIGHT M., 1966. Interplant relationships in reed canarygrass. *Crop. Sci.*, **6**, 5, 393-395.
- (48) ODA Y., KOYAMA S., 1961. Environmental control of tillering in cereals with special reference to relation between differentiation and growth of leaves on tillers of spring wheat. *Rep. Ind. Agric. Res. Tohoku. Univ.*, **12**, 1, 47-60.
- (49) RYLE G. J. A., 1953. Studies in the physiology of flowering of timothy (*Phleum pratense* L.). III. Effects of shoot age and nitrogen level on the timing of inflorescence production. *Ann. Bot.*, **27**, 107, 453-465.
- (50) RYLE G. J. A., 1964. The influence of date of origin of the shoot and level of nitrogen on ear size in three perennial grasses. *Ann. appl. Biol.*, **53**, 2, 311-323.
- (51) RYLE G. J. A., 1964. A comparison of leaf and tiller growth in seven perennial grasses as influenced by nitrogen and temperature. *J. Brit. grassl. Soc.*, **19**, 3, 281-290.
- (52) RYLE G. J. A., 1966. Effects of photoperiod in the glasshouse on the growth of leaves and tillers in three perennial grasses. *Ann. appl. Biol.*, **57**, 257-268.
- (53) RYLE G. J. A., 1966. Effects of photoperiod in growth cabinets on the growth of leaves and tillers in three perennial grasses. *Ann. appl. Biol.*, **57**, 269-279.
- (54) SMITH H. F., 1953. The physiological relations between tillers of a wheat plant. *C. S. I. R. O. J.*, **6**, 32-42.
- (55) SPRAGUE V. G., 1944. The effects of temperature and day length on seedling emergence and early growth of several pasture species. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.*, **8**, 287-294.
- (56) SPRAGUE V. G., 1948. Relation of supplementary light and soil fertility to heading in the greenhouse of several forage grasses. *J. amer. Soc. Agron.*, **40**, 144-154.
- (57) THORNE G. N., 1962. Effect of applying nitrogen to cereals in the spring or at ear emergence. *J. agric. Sci.*, **58**, 89-96.
- (58) WARDLAW I. F., WILLIAMS C. N., 1964. The utilisation of carbohydrate reserves in *Phalaris*. *C. S. I. R. O. Plant Industry*, 102-103.
- (59) WILLIAMS C. B., 1912. Economic value of corn suckers. *J. amer. Soc. Agron.*, 152-157.
- (60) WILLIAMS R. D., 1960. Nutrient uptake by grass roots. *Proc. 8th internation. Grass. Congr.*, 4.
- (61) WILLIAMS R. D., 1964. Assimilation and translocation in perennial grasses. *Ann. Bot.*, **28**, 419-426.

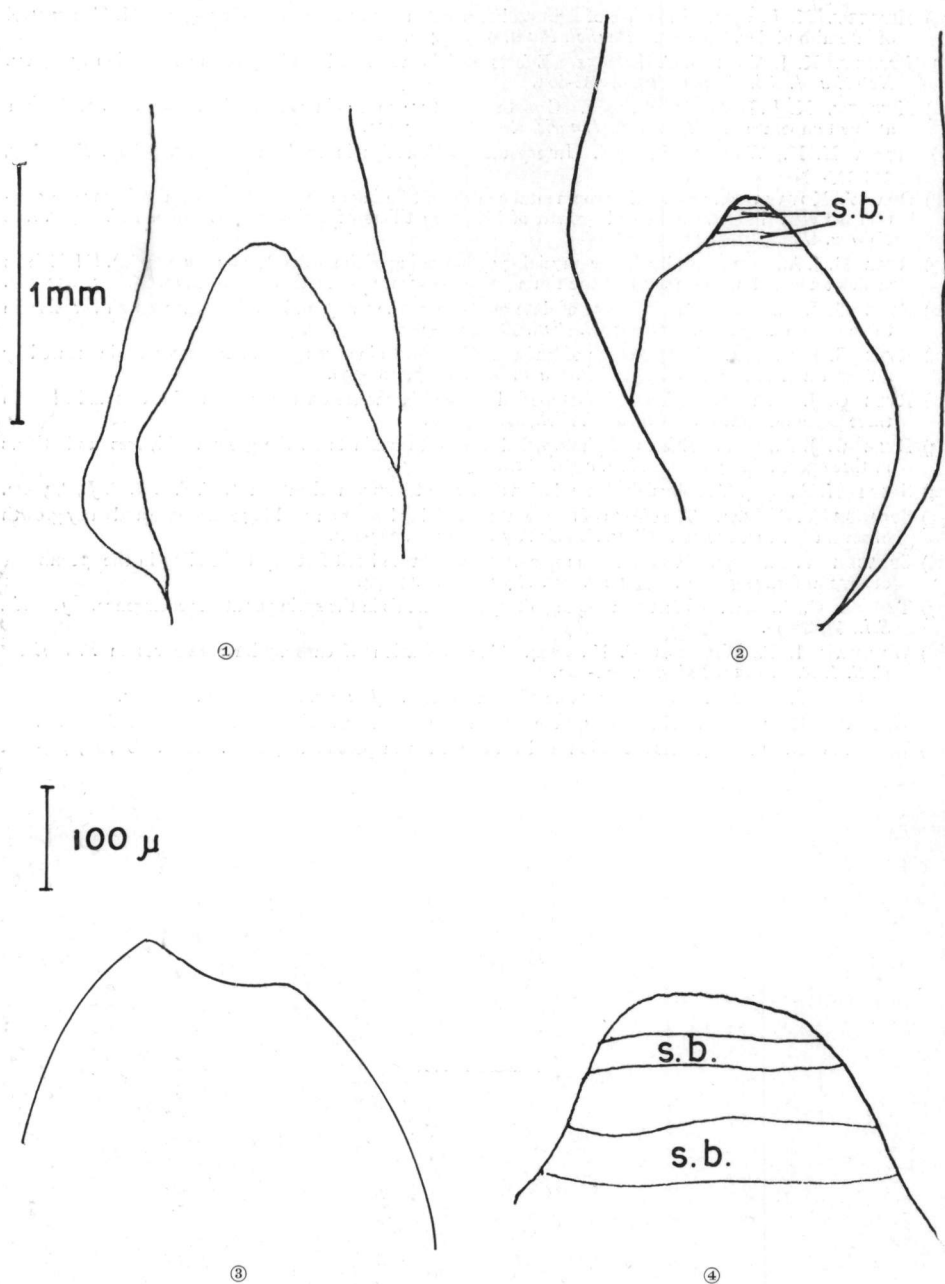


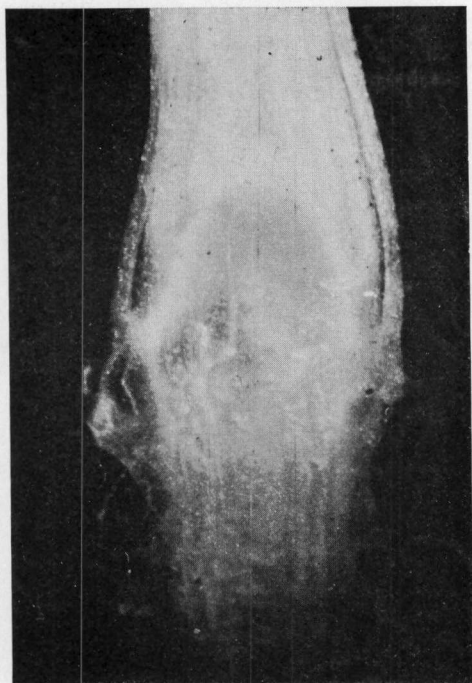
PLANCHE I

①. — Coupe d'une tige végétative

②. — Détail de la précédente

③. — Coupe d'une tige au début du stade « Stries Blanches » (S. B.)

④. — Détail de la précédente (on devine l'empilement régulier des cellules dans les Stries Blanches.)



①



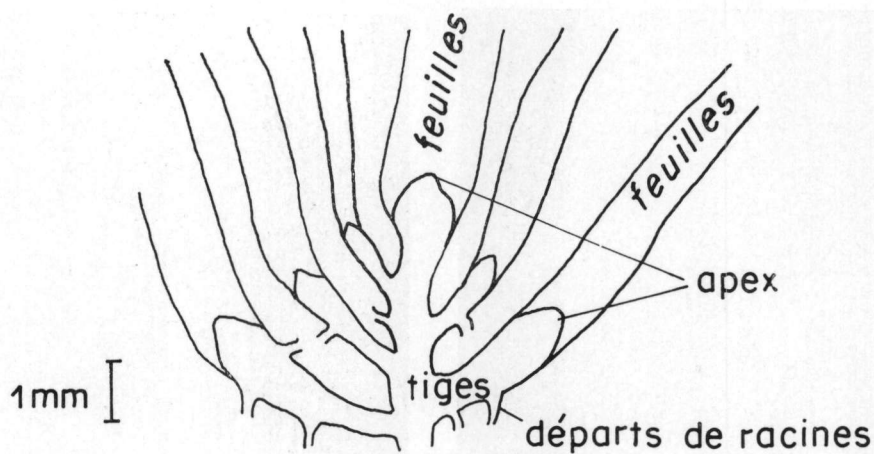
②



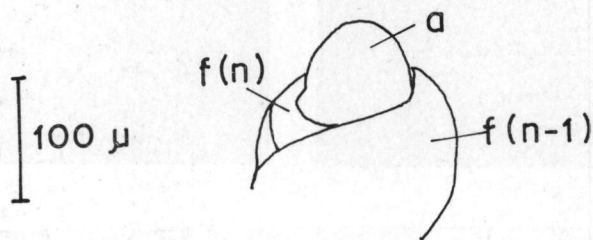
③



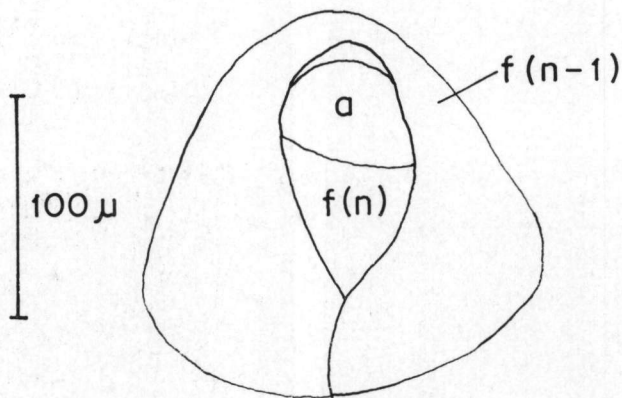
④



①



②



③

PLANCHE II

①. — Structure de la base d'une touffe: rosette ramifiée (en coupe)

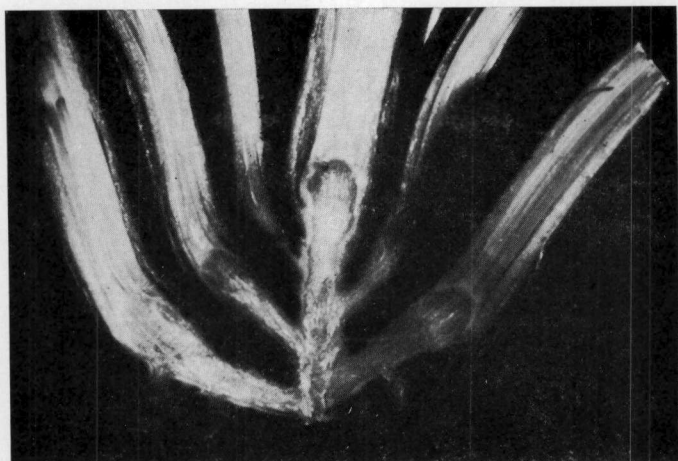
②. — Apex végétatif court

③. — Une feuille commençant à coiffer l'apex

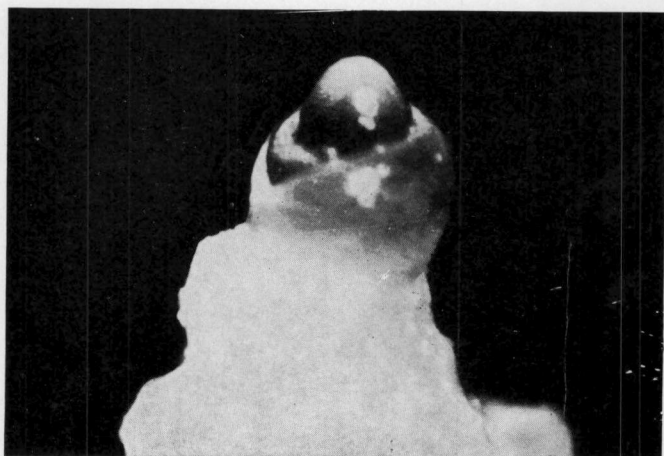
f (n) : dernière ébauche de feuille

f (n-1) : avant-dernière ébauche de feuille

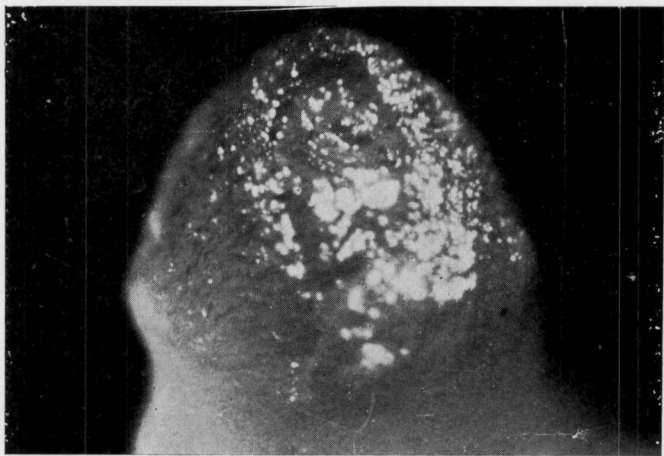
a : apex



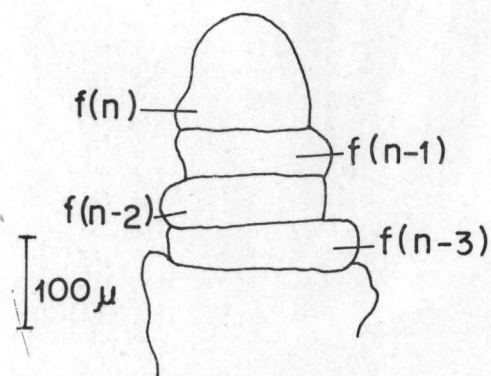
①



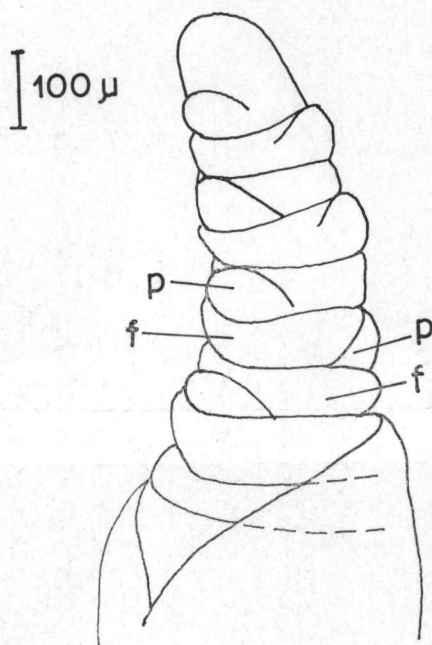
②



③



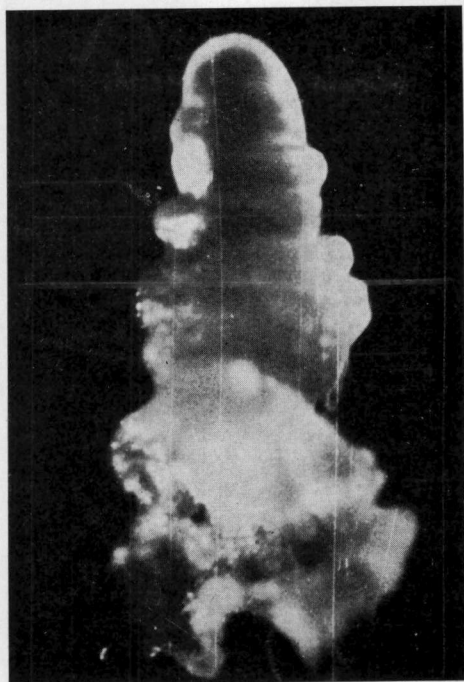
①



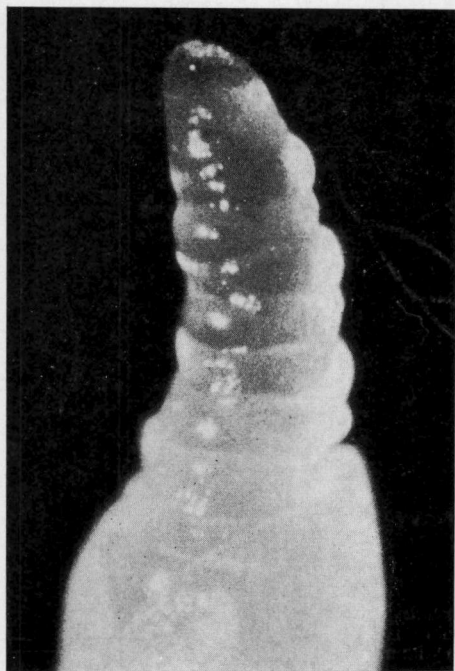
②

PLANCHE III

- ①. — *Apex végétatif allongé* (à ce moment, la tige est probablement au stade « Stries Blanches »)
 $f(n)$: dernière ébauche de feuille
 $f(n-1)$: avant-dernière ébauche de feuille
 etc.
- ②. — *Apex au stade « Doubles Rides »*
 f : ébauche de feuille
 p : ébauche de primordium



①



②

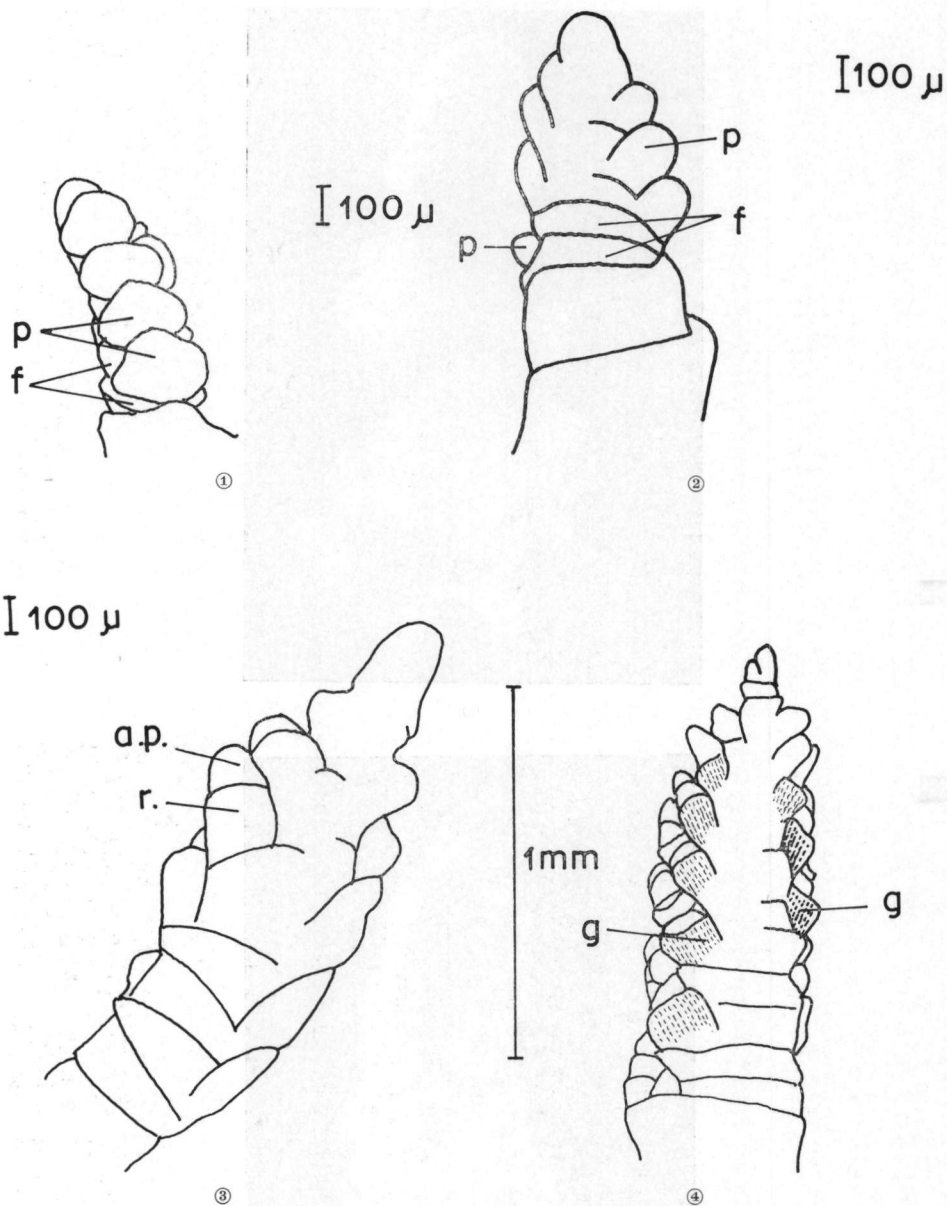
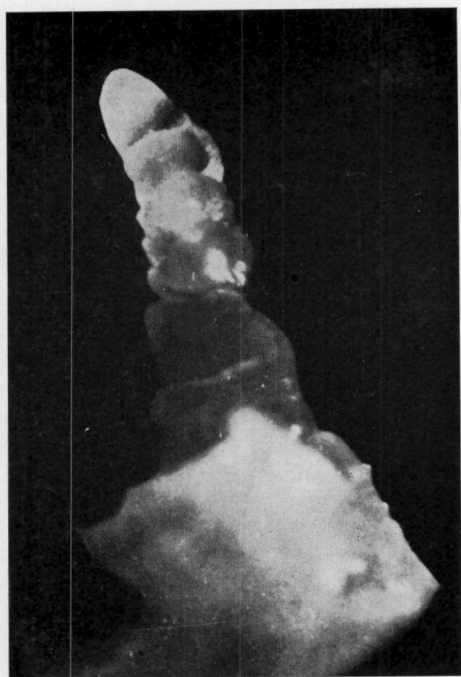
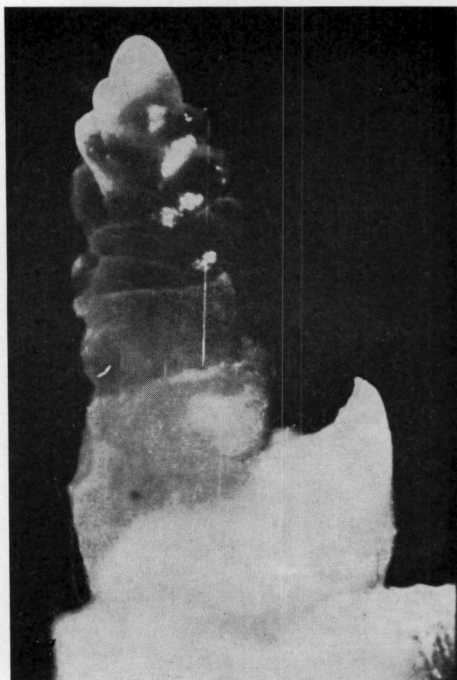


PLANCHE IV

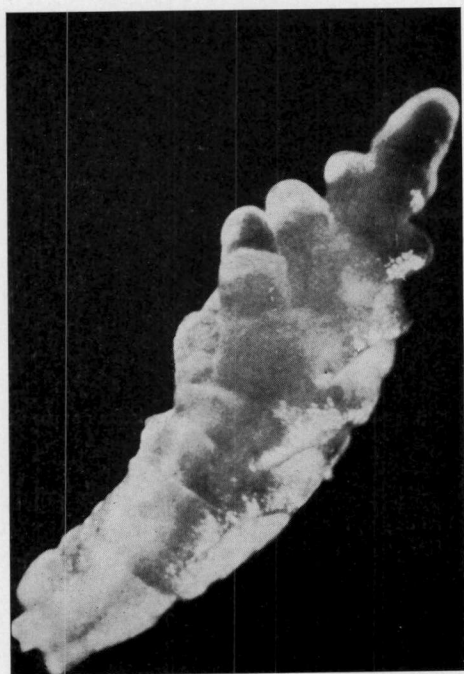
- ①. — Apex au stade *primordia*, vu de profil
 ②. — Le même, vu de face
 f : ébauche de feuille
 p : primordium
 ③. — Ramification des *primordia*
 a.p. : apex du primordium
 r : ramification du primordium
 ④. — *Stade B*: ébauches de glumes (g). Elles se distinguent des ramifications des primordia par leur allure foliaire, entourant l'axe de l'épillet, et par l'empilement longitudinal de leurs cellules.



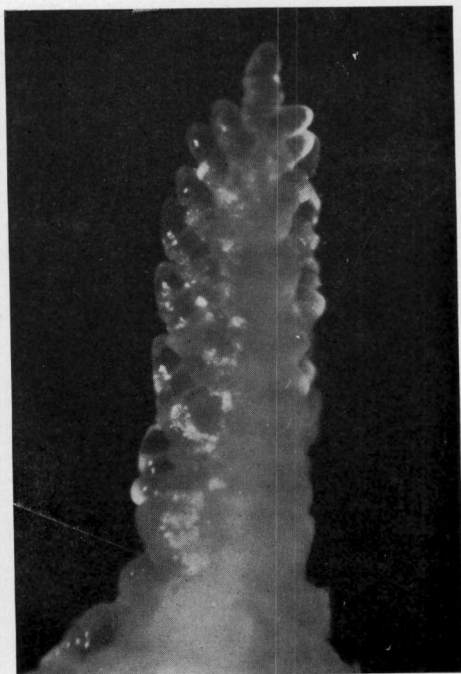
①



②



③



④

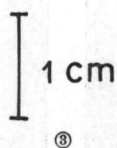
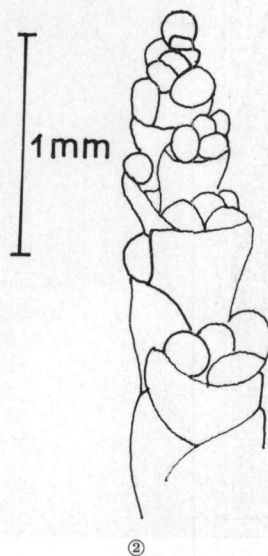
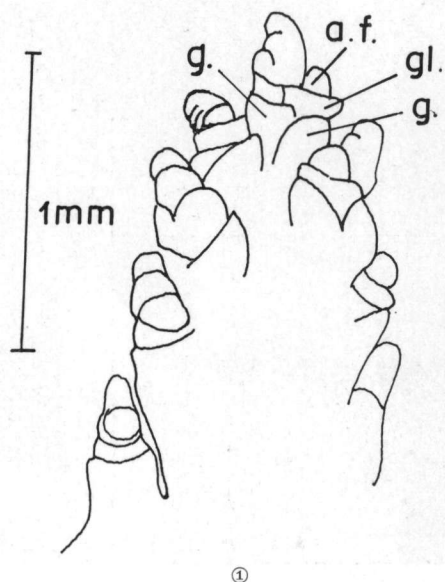
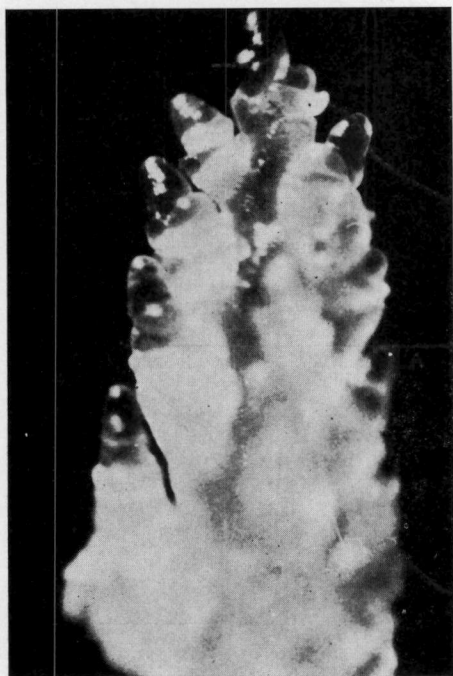
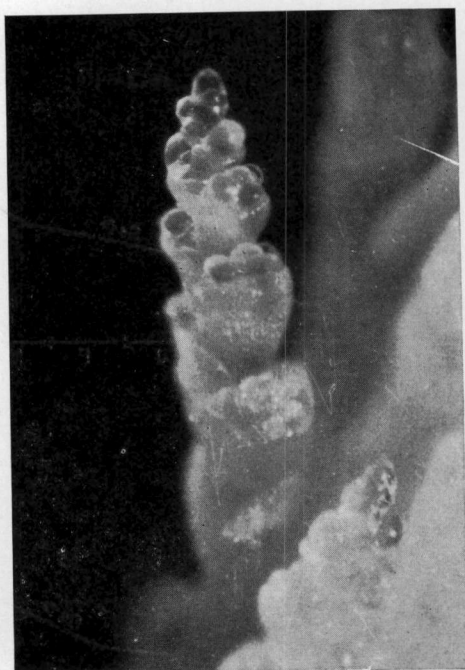


PLANCHE V

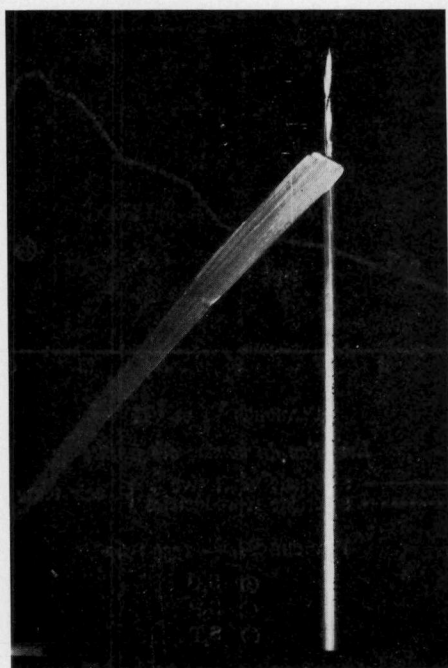
- ①. — Ébauches de glumelle (les organes reproducteurs ne sont pas encore visibles et l'apex de la fleur apparaît globuleux).
 g : glume
 gl : glumelle
 af : apex floral
- ②. — Épillet au stade C (ébauches de pistil et d'étamines) vu de profil
- ③. — Épiaison



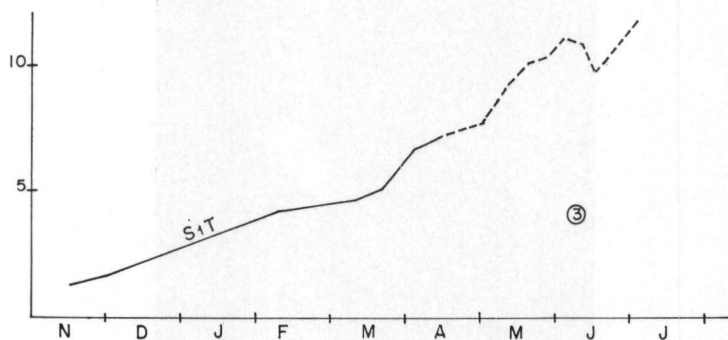
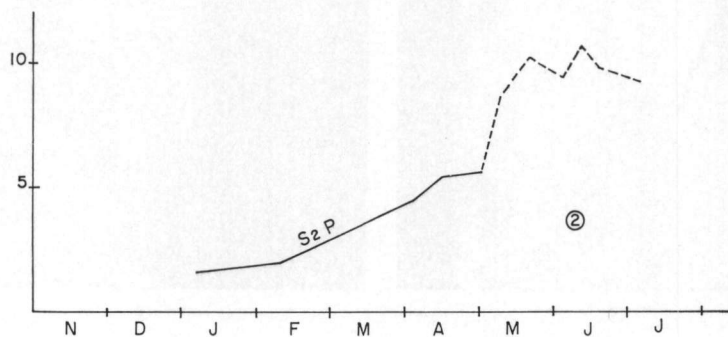
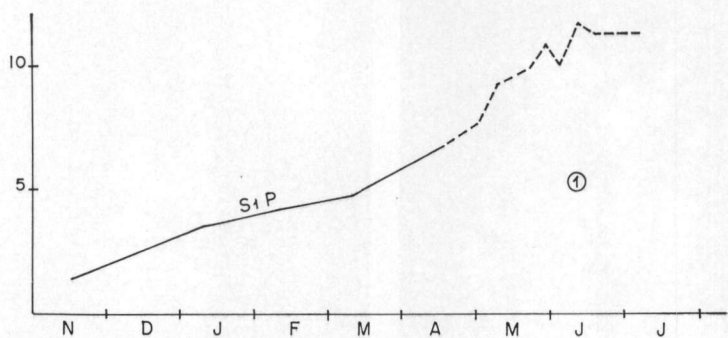
①



②



③



PLANCHES VI et VII

Évolution du nombre des feuilles

— : Période végétative
 - - - : Période reproductrice } voir texte

PLANCHE VI. — 1959-1960

- ① S_1P
 ② S_2P
 ③ S_1T

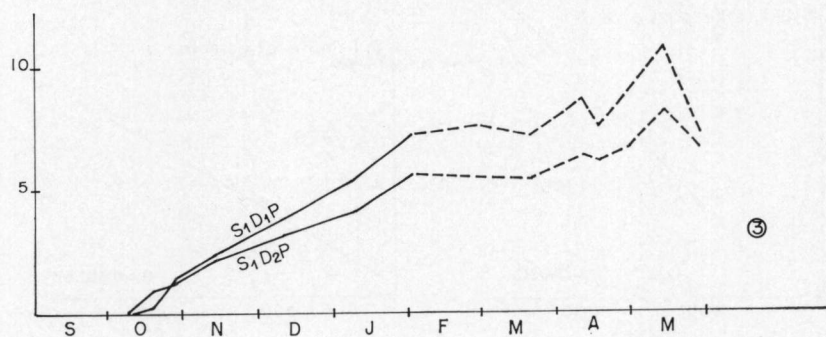
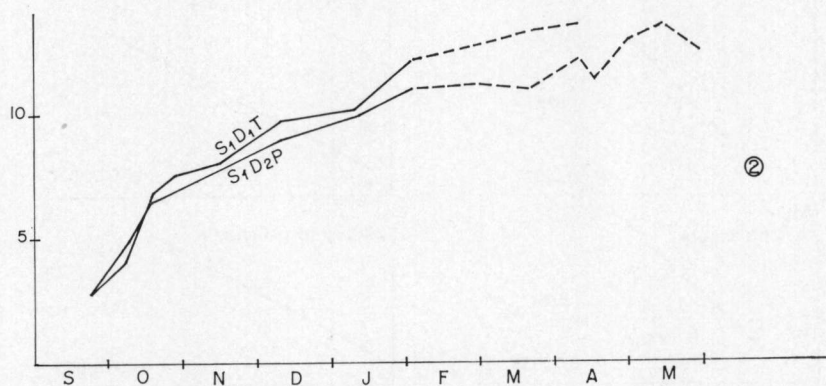
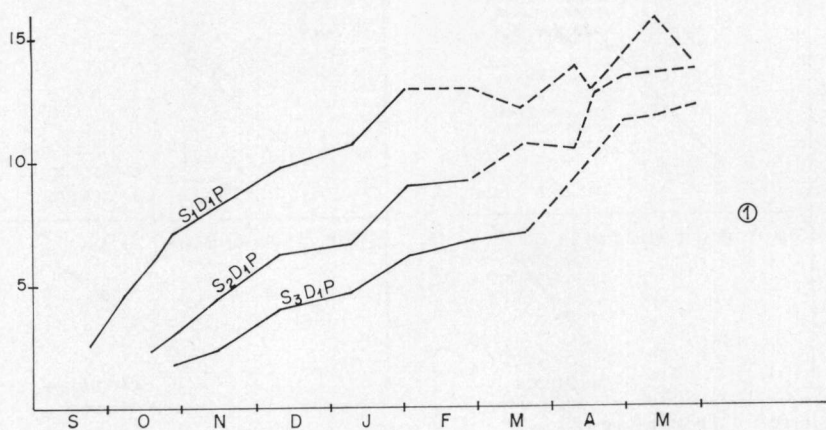


PLANCHE VII. — 1961-1962

- ① Talles principales, semis échelonnés
- ② Talles principales, premiers semis
- ③ Quatrièmes talles primaires

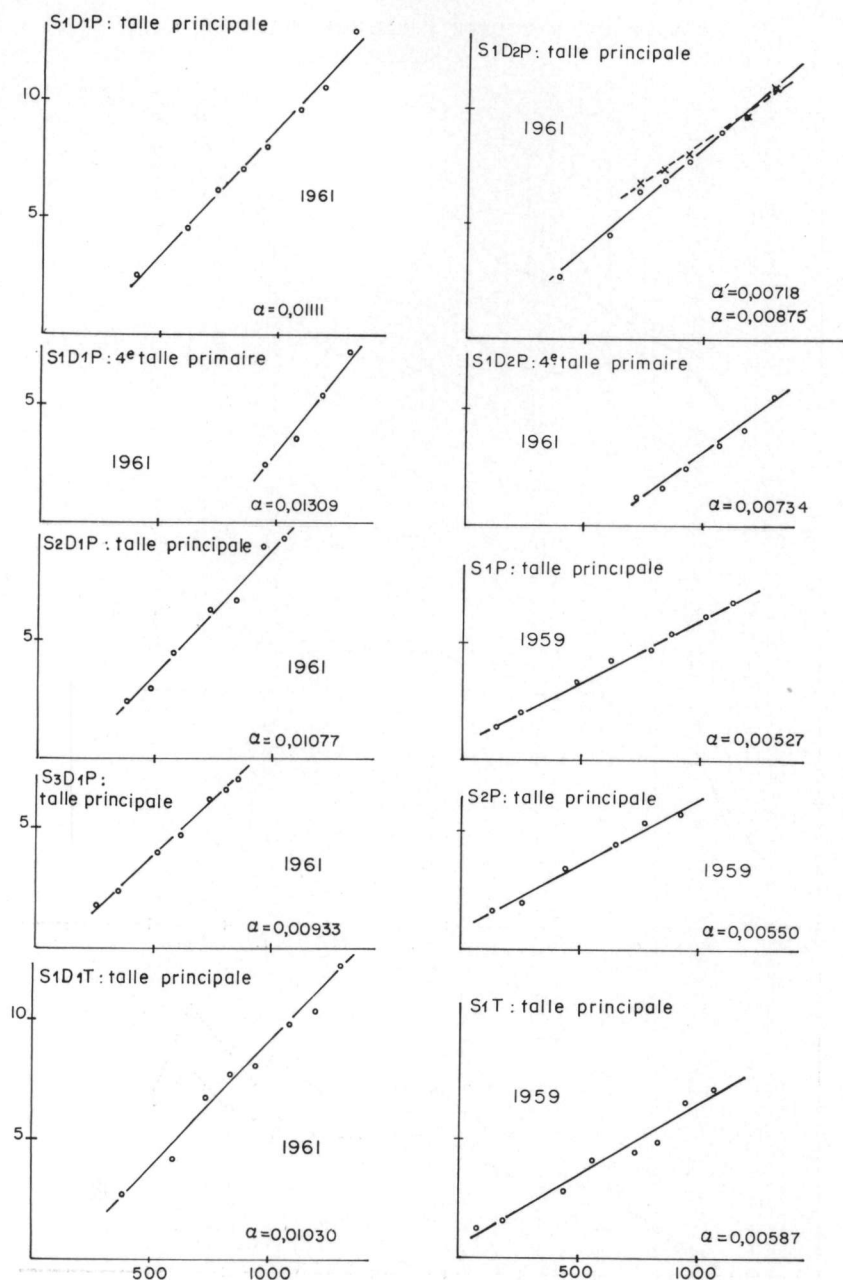


PLANCHE VIII. — Liaison entre nombre moyen de feuilles (en ordonnées) et somme de degrés × jours (en abscisse)

La droite est obtenue par la méthode des moindres carrés
 a = coefficient de régression (pente de la droite)

Cas de S1D₂P 1961 : on a ajouté le graphique correspondant, pour chaque prélèvement, aux seules plantes ayant au moins

4 talles primaires (notations $\times$ ----- a')

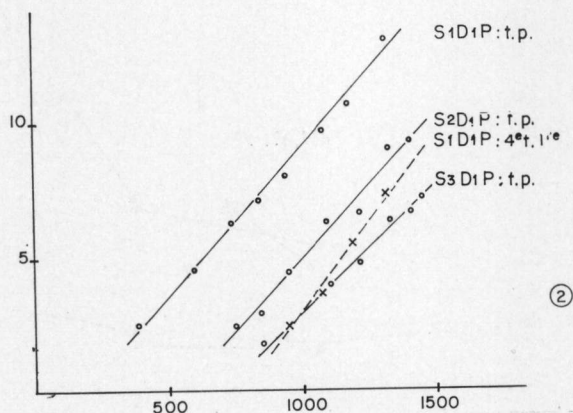
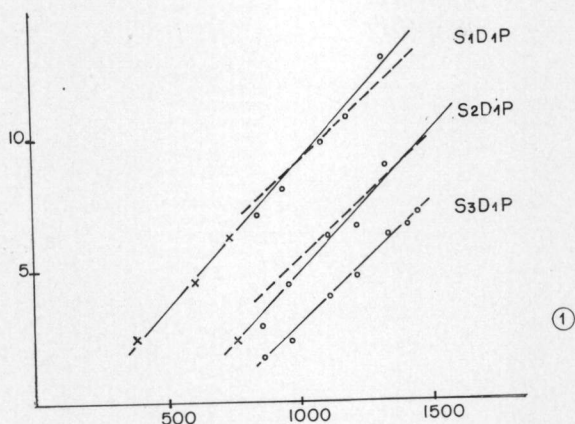


PLANCHE IX

①. — *Vitesse d'apparition des feuilles sur les prélèvements contemporains de ceux de S_3D_1P*

Ces prélèvements sont figurés par un cercle, les autres par une croix
En abscisse : Somme de degrés $\times$ jours depuis le premier semis
En ordonnée : nombre de feuilles

— régression de l'ensemble du semis
- - - - - régression de même pente que S_3 , pour les prélèvements contemporains de S_3

②. — *Corrélations entre talles pour la vitesse d'apparition des feuilles*

Mêmes variables et mêmes échelles que le graphique ①

o — talles principales
o
x - - - - - quatrième talle primaire (S_1D_1P)
x

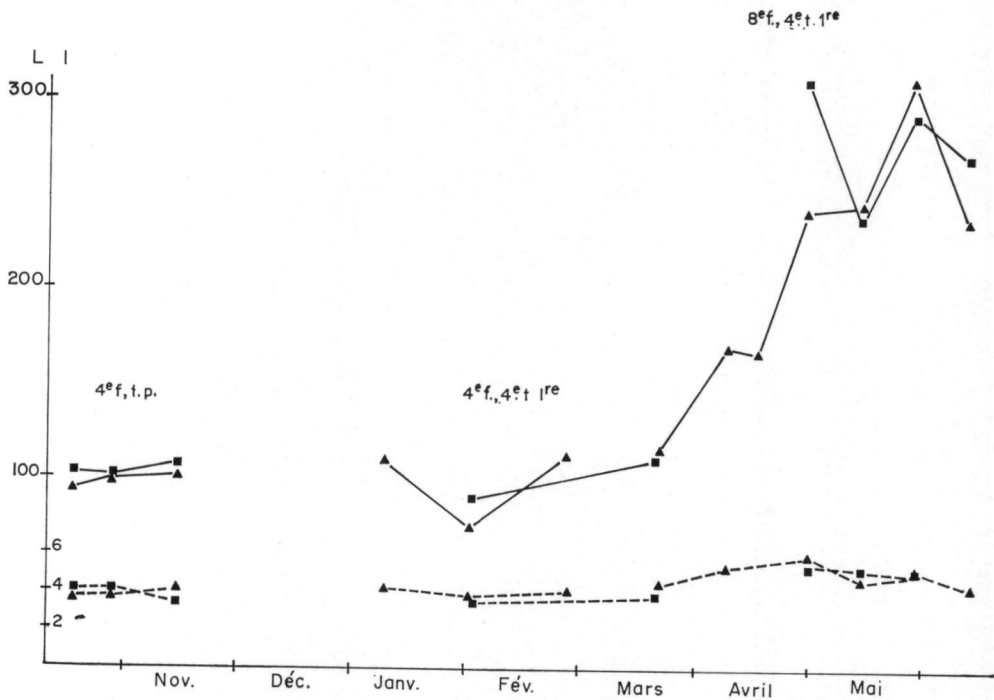


PLANCHE X. — Dimensions des feuilles

L ——— Longueurs en mm
 l ——— largeurs en mm

▲ S_1D_1P (7,5 cm entre plantes sur la ligne)
 ■ S_1D_2P (1,5 cm entre plantes sur la ligne)

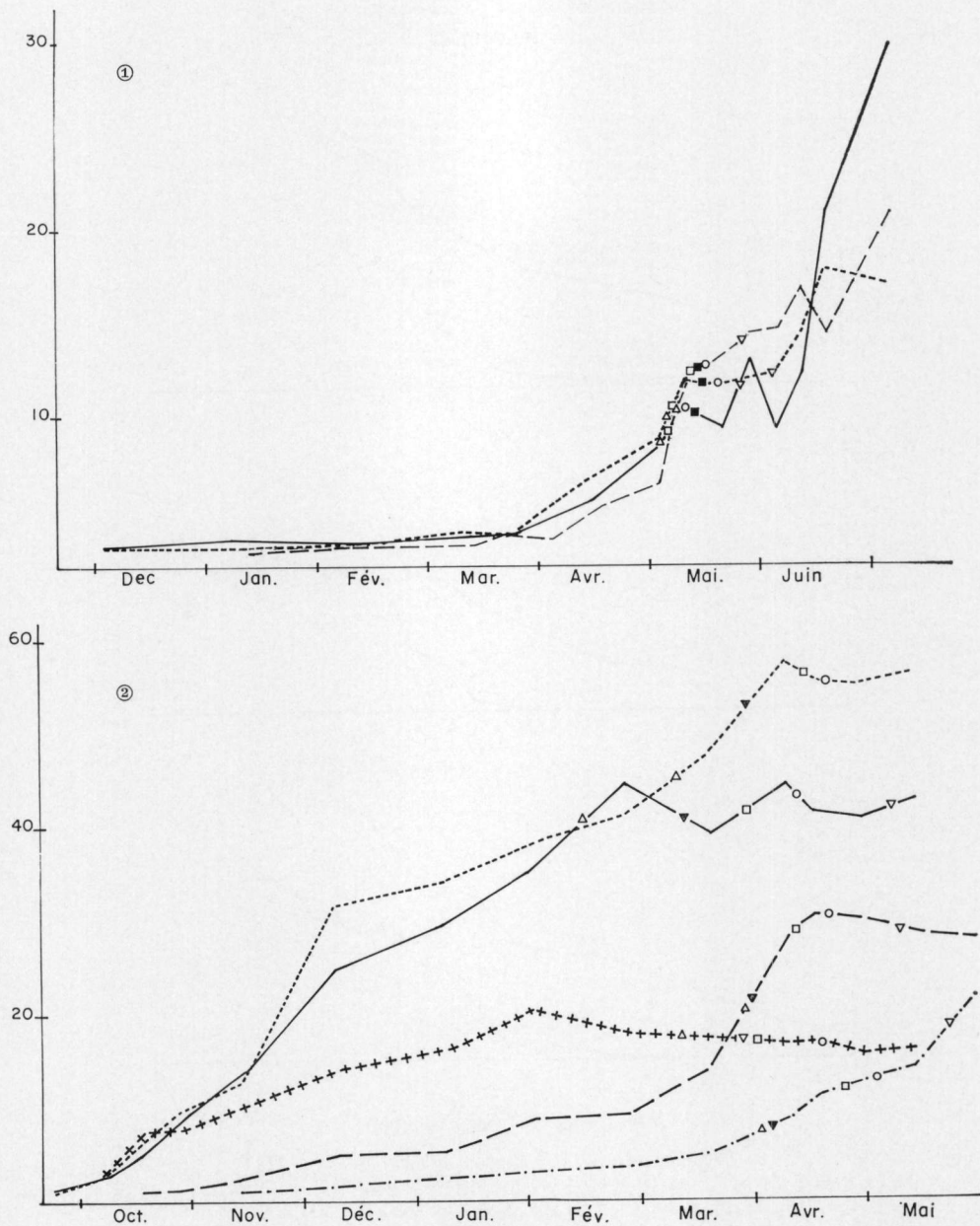


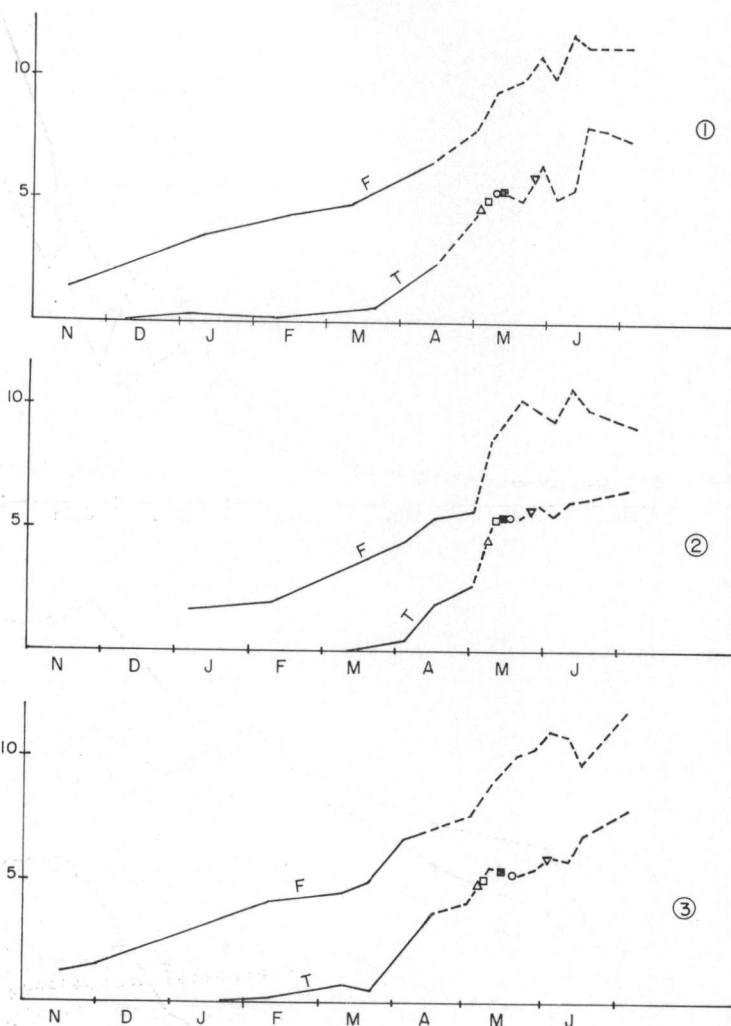
PLANCHE XI

Évolution du nombre de talles par plante

- △ Date à laquelle les talles principales de 50 p. 100 des plantes avaient franchi le stade SB
- ▼ Date à laquelle les talles principales de 50 p. 100 des plantes avaient franchi le stade DR
- Date à laquelle les talles principales de 50 p. 100 des plantes avaient franchi le stade B
- Date à laquelle les talles principales de 50 p. 100 des plantes avaient franchi le stade C
- ▽ Date à laquelle les talles principales de 50 p. 100 des plantes avaient franchi l'épiaison
- Date à laquelle la tige principale avait atteint en moyenne 2 cm (début d'élongation rapide).

①. — 1959-1960
 ——— S_1P
 - - - - S_2P
 - - - - S_1T

②. — 1961-1962
 ——— S_1D_1P
 - - - - S_2D_1P
 - - - - S_2D_2P
 - - - - S_1D_1T
 + + + + + S_1D_2P



PLANCHES XII, XIII et XIV

*Évolution comparée des nombres de talles primaires (T)
et des feuilles (F) sur la talle principale*

En trait plein : phase végétative —————
En trait tiré : phase reproductrice - - - - -

- △ Date à laquelle les talles principales de 50 p. 100 des plantes avaient atteint le stade SB
- ▼ Date à laquelle les talles principales de 50 p. 100 des plantes avaient atteint le stade DR
- Date à laquelle les talles principales de 50 p. 100 des plantes avaient atteint le stade B
- Date à laquelle les talles principales de 50 p. 100 des plantes avaient atteint le stade C
- ▽ Date à laquelle les talles principales de 50 p. 100 des plantes avaient atteint l'épiaison
- Date à laquelle la tige principale avait atteint en moyenne 2 cm (début d'élongation rapide)

PLANCHE XII. — 1959-1960

① : S₁P② : S₂P③ : S₁T

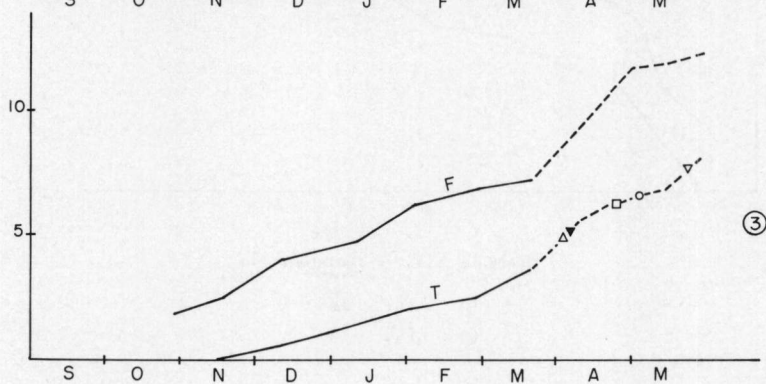
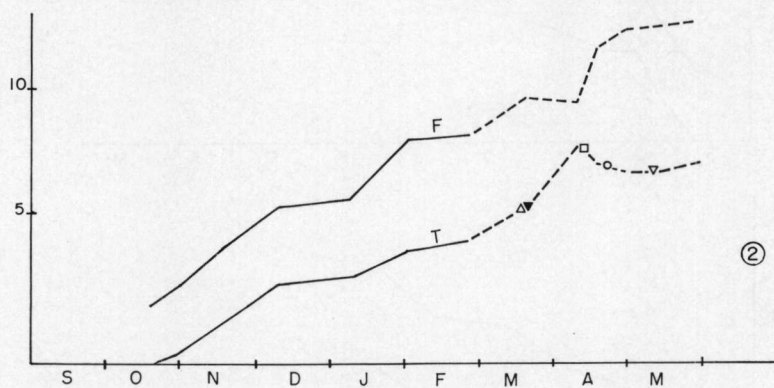
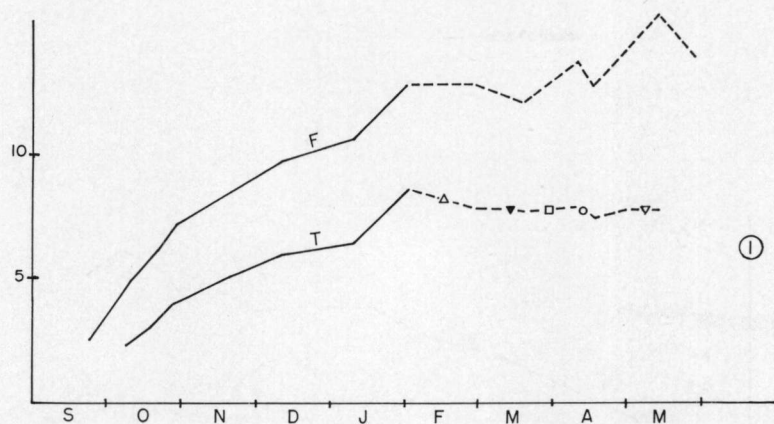


PLANCHE XIII. — 1961-1962

① : S₁D₁P② : S₂D₁P③ : S₃D₁P

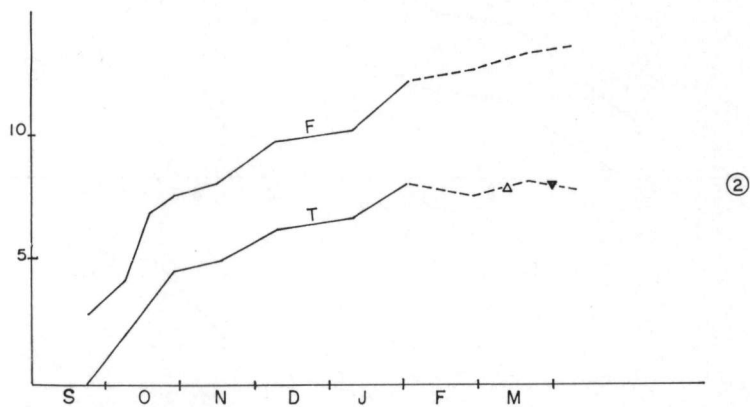
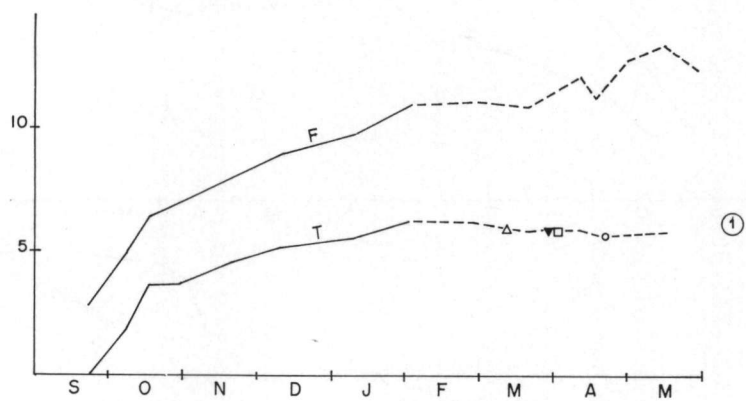


PLANCHE XIV. — 1961-1962 Fin

① : S_1D_2P ② : S_1D_1T

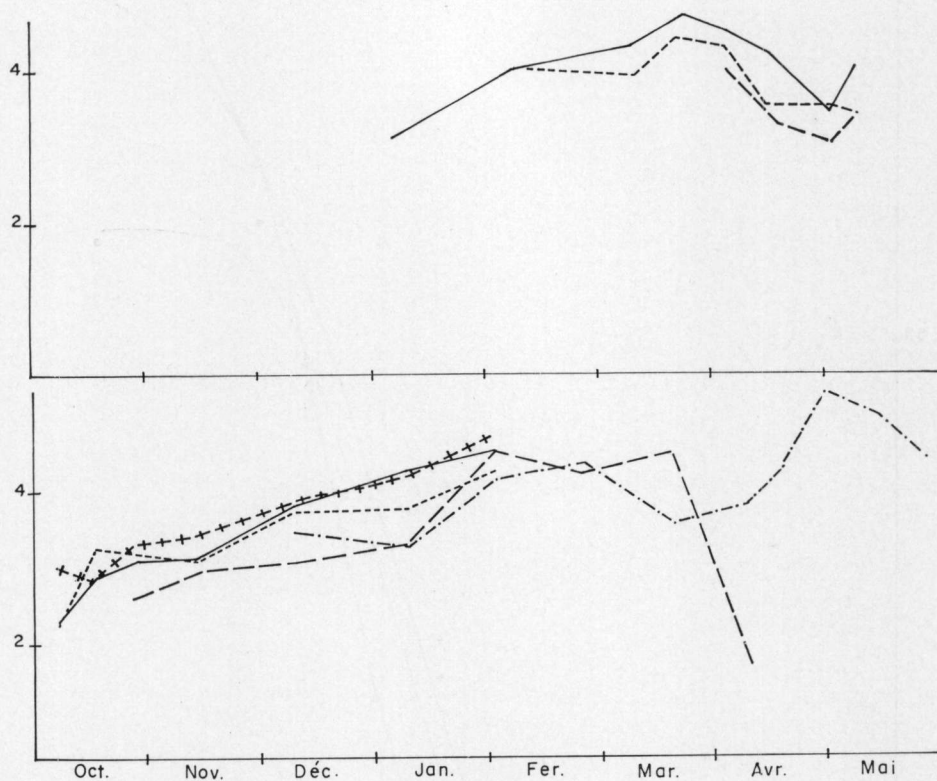


PLANCHE XV

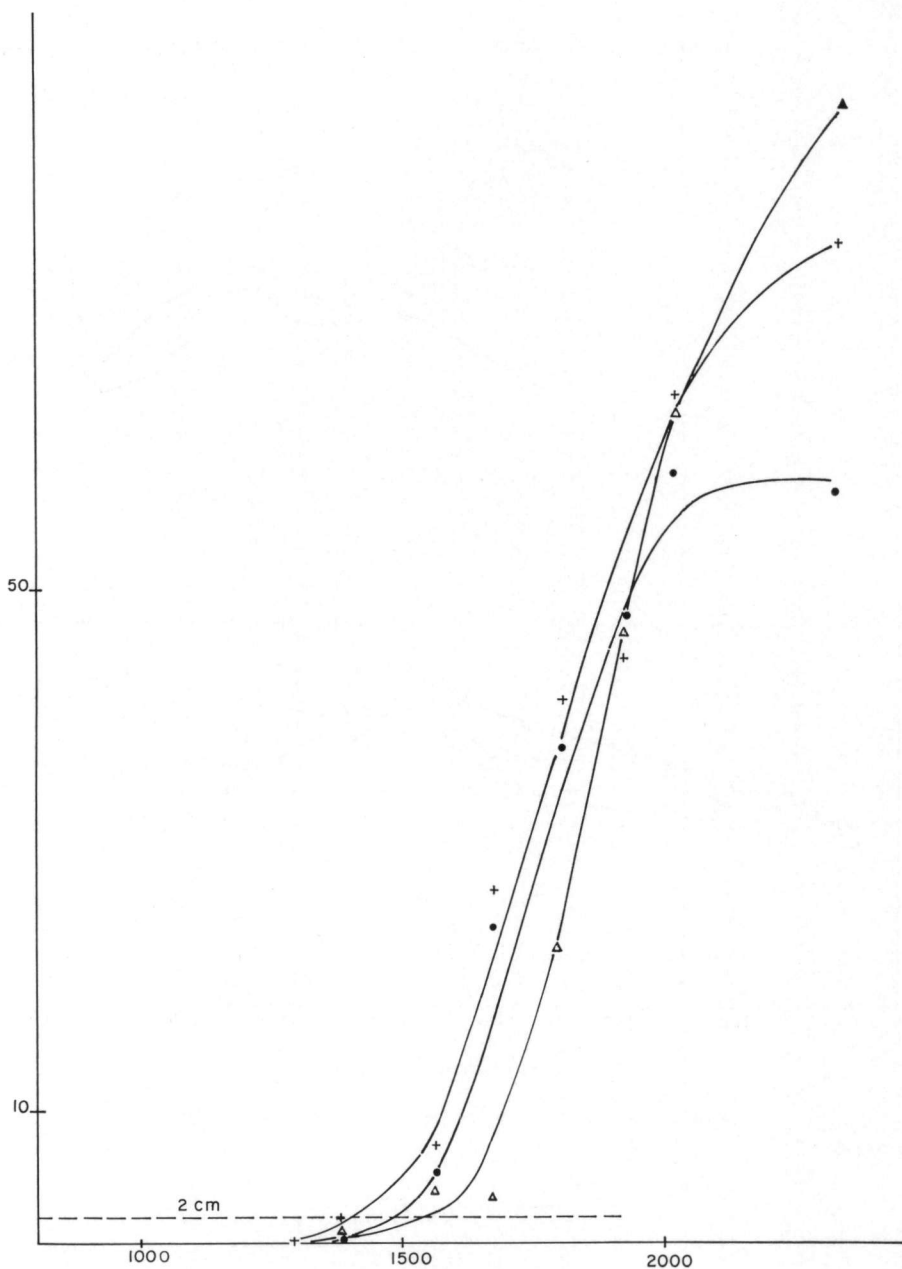
Évolution du nombre de feuilles sans talles sur la talle principale

① : 1959-60

——— S_1P
 - - - - S_2P
 - - - - S_1T

② : 1961-62

——— S_1D_1P
 - - - - S_2D_1P
 - . - . - S_3D_1P
 - - - - S_1D_1T
 + + + + + S_1D_2P



PLANCHES XVI et XVII

Montée de la tige de la talle principale

En abscisse : Somme de degrés × jours depuis le premier semis
En ordonnée : hauteur (en cm)

+ ———+ S₁P (1959-1960) ; S₁D₁P (1961-1962)

• ———• S₂P (1959-1960) ; S₂D₁P (1961-1962)

◻ ———◻ S₃D₁P (1961-1962) Δ ———Δ S₁T (1959-1960) ◯ ———◯ S₁D₂P (1961-1962)

PLANCHE XVI. — 1959-1960

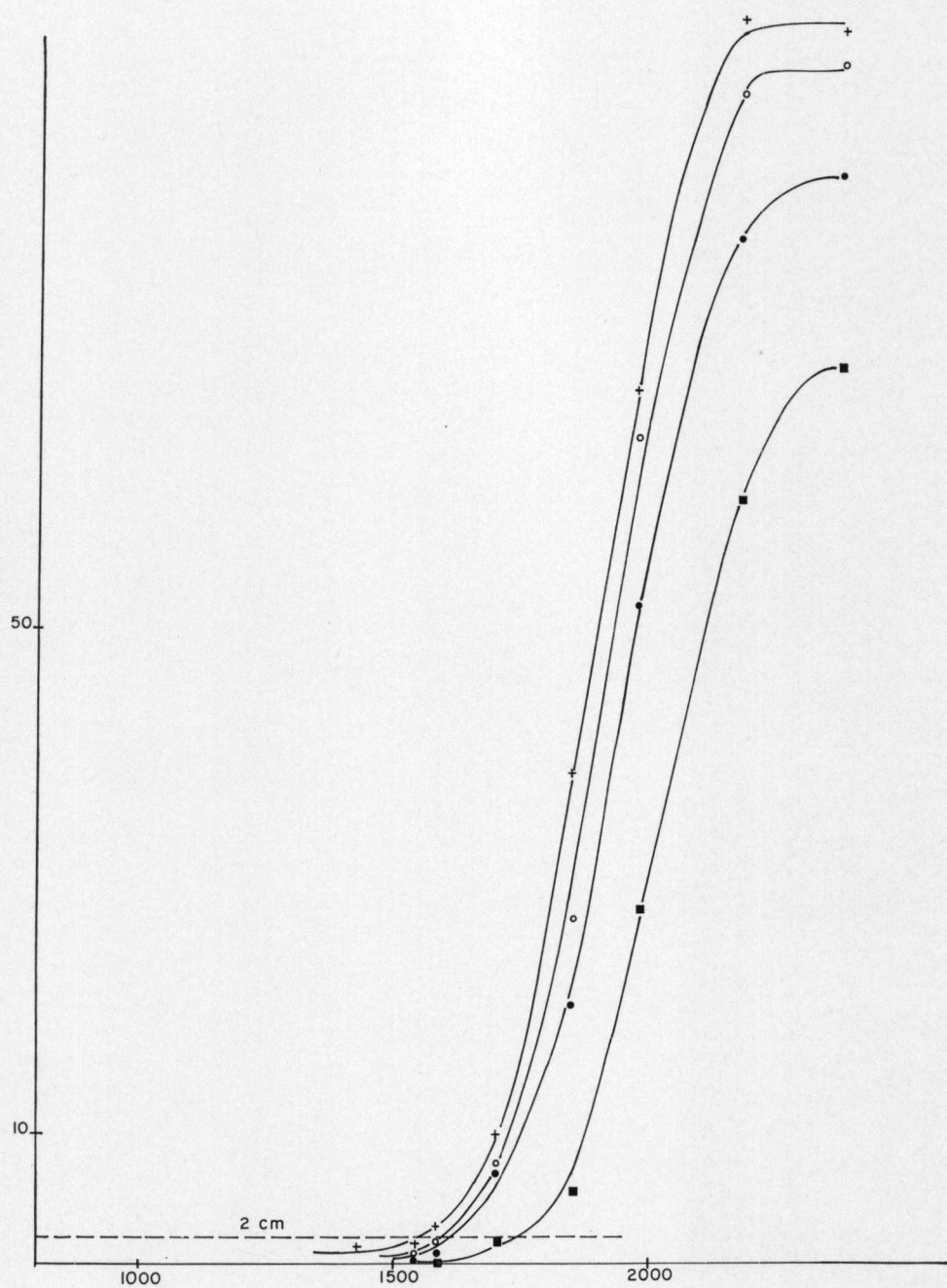


PLANCHE XVII. — 1961-1962

SUR QUELQUES ASPECTS DE LA CROISSANCE ET DU DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE ENTIÈRE DE GRAMINÉE EN CONDITIONS NATURELLES : *FESTUCA PRATENSIS* HUDS.

II. — LA CRISE DU TALLAGE ⁽¹⁾

M. GILLET ⁽²⁾, J.-P. GACHET et A. GALLAIS

avec la collaboration technique de J.-C. BERTHOLLEAU

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Une série d'expériences ont été réalisées sur *Dactylis glomerata* L. et *Festuca pratensis* HUDS., avec intervention sur les facteurs de compétition au moment où la crise du tallage, qui accompagne la montaison, commence à s'installer.

Cette crise peut être attribuée pour une bonne part à une compétition nutritive capable, au moins, d'étendre la durée de la crise dans le temps, au début et probablement à la fin, et d'en augmenter l'intensité au moment où elle est maximum. Cette compétition est importante, qu'elle joue vis-à-vis de la nutrition carbonée (lumière) ou minérale (absorption racinaire). Mais nous n'avons pas pu éliminer totalement l'hypothèse d'une inhibition hormonale, qui jouerait au plus fort de la crise : tout se passe alors comme si les matériaux trophiques migraient en priorité, dans la plante, vers les talles reproductrices.

INTRODUCTION

Lors de l'évolution vers la floraison des graminées de régions tempérées, le tallage subit une crise, unanimement constatée par tous les chercheurs. Citons REBISCHUNG (in 15) qui a observé sur *Dactylis glomerata* L. la disparition de toutes les talles apparues après la fin de l'hiver ; MANSAT (16) a obtenu des résultats semblables avec *Lolium italicum*.

⁽¹⁾ Cet article est le quatrième d'une série qui résume un travail effectué pour l'obtention d'une thèse de doctorat d'État ès sciences naturelles, enregistrée au C. N. R. S. sous le numéro A. O. 2633, et devant être soutenue à la Faculté de Poitiers en 1969.

Les deux premiers articles (7-8) avaient trait à l'aspect concernant la mise à fleurs.

Le troisième (9) avait trait à la construction de la touffe et posait le problème de la crise du tallage.

⁽²⁾ Et Station biologique de Beau-Site, Poitiers.

Le fait que cette crise soit liée à l'évolution reproductrice est indubitablement attesté par un certain nombre de recherches (3, 5, 17). Cette liaison a tout naturellement suggéré une inhibition de type hormonal. En 1949, LEOPOLD (14) a pu modifier à volonté le phénomène par ablation de l'apex des talles reproductrices et apport d'auxine sur les sections de coupe, chez les céréales.

Mais depuis, la théorie hormonale de la dominance apicale a été remise en cause (10) et l'accord n'est pas encore fait.

En ce qui concerne les graminées fourragères en particulier, il est certain que les faits évoqués ci-dessus ne constituent pas une preuve suffisante d'une action de type exclusivement hormonal. La croissance pondérale d'une tige qui monte est largement supérieure à celle d'une talle végétative placée dans les mêmes conditions. Au déclenchement de la phase reproductrice correspond donc une forte augmentation des besoins nutritionnels, et il est concevable qu'une compétition s'installe entre talles, comme elle s'installerait entre plantes différentes, sinon plus intense encore, grâce aux connexions vasculaires existantes.

En outre, les tiges allongées interceptent la lumière, diminuant ainsi l'énergie qui parvient aux talles de la base et dont nous avons vu qu'elle était la condition essentielle d'un fort tallage.

LEOPOLD en appliquant de l'auxine à l'emplacement d'apex coupés, provoquait aussi une reprise de croissance de la tige.

Si la coïncidence entre la crise du tallage et la phase de reproduction est bien établie, il n'y a guère concordance, selon les auteurs, avec des stades précis de cette phase (6, 15). Il est vrai que ces chercheurs travaillaient sur des espèces différentes.

Divers travaux avaient pour objet de déterminer le rôle de la nutrition sur la crise du tallage (1, 2, 13, 18). Il semble qu'il y ait une certaine influence mais les résultats sont souvent ambigus ou contradictoires.

Le problème n'est donc pas résolu. Il est possible que le flux des substances nutritives soit orienté dans la plante en fonction de concentrations hormonales (10).

Dans le précédent article de cette série, GILLET a montré que la crise du tallage de *Festuca pratensis* HUDS. consistait en un simple arrêt de l'apparition de nouvelles talles, et ne présentait aucune concordance précise avec un stade du développement. Bien plus, c'est dans les traitements où la végétation était le plus dense à un moment donné qu'il a observé l'arrêt de tallage le plus précoce par rapport à la mise à fleurs, et vice-versa.

Il a émis l'hypothèse que la crise du tallage serait, au moins en grande partie, conditionnée par la compétition nutritionnelle entre talles.

Nous avons cherché à nous faire une idée de l'importance respective de cette dernière et de l'inhibition hormonale, dans ce phénomène.

La méthode habituelle pour faire varier la compétition, consiste à utiliser des densités de semis variables. Mais cela est insuffisant pour comprendre la crise du tallage : en effet, lorsque celle-ci se produit, les plantes ne sont plus comparables car l'action de la compétition s'est déjà exercée antérieurement, différenciant les nombres de talles par plantes, et, de surcroît, le port (plus dressé dans les peuplements denses).

C'est donc seulement au moment où la crise commence à s'installer, qu'il faut intervenir sur les facteurs de compétition. C'est le principe qui nous a guidés dans les trois expériences que nous allons décrire maintenant.

Deux de ces expériences ont été effectuées sur *Dactylis glomerata* L., car la crise

du tallage y est très forte, au point que souvent, seules survivent les talles qui peuvent achever leur évolution reproductrice (15).

La troisième expérience porte sur *Festuca pratensis* HUDS. car ces recherches font partie du travail de thèse effectué par le premier auteur sur cette espèce.

PREMIÈRE EXPÉRIENCE : ACTION GLOBALE DE LA COMPÉTITION SUR LA CRISE DU TALLAGE DE « DACTYLIS GLOMERATA » L.

1. Matériel et méthodes

Dans cette première expérience, nous nous sommes contentés d'agir sur la densité de peuplement au moment où s'amorçait la crise du tallage. Pour cela, nous avons semé à l'automne des graines de la variété *Floréal* à écartement connu ; au printemps, lorsque le nombre de talles a commencé à décroître, nous avons augmenté l'écartement entre plantes par suppression des plantes intermédiaires. Par ailleurs, nous avons installé en même temps un traitement témoin, qui ne devait pas subir cet éclaircissage, et un autre, directement à la densité finale du traitement éclairci.

Le semis a eu lieu en pleine terre le 14 août 1963, en lignes à 70 cm d'écartement. Chaque parcelle comprenait trois lignes de 110 cm de long. Des lignes supplémentaires ont été semées, qui ont permis un remplacement soigneux des plantes non levées le 21 octobre.

L'expérience a compté six traitements :

— trois témoins non éclaircis :

- A : 2,5 cm entre plantes sur la ligne
- B : 5 cm entre plantes sur la ligne
- C : 10 cm entre plantes sur la ligne

— trois traitements proprement dits :

- D : 2,5 cm éclairci à 5 cm par suppression d'une plante sur deux
- E : 5 cm éclairci à 10 cm par suppression d'une plante sur deux
- F : 2,5 cm éclairci à 10 cm par suppression de trois plantes sur quatre

A partir du 23 mars 1964, les talles ont été comptées régulièrement sur chaque plante sur 90 cm de la ligne centrale de chaque parcelle. Les extrémités et les lignes extérieures servaient à éviter tout effet de bordure. Les plantes n'ont pas été détruites, de sorte que ce sont les mêmes qui ont été comptées chaque fois : ainsi l'erreur d'échantillonnage a porté sur le nombre initial de talles mais pas sur son évolution.

Pour cette raison, et parce que la crise du tallage est suffisamment forte dans l'espèce choisie, nous n'avons pas jugé utile de faire des répétitions. Le fait de suivre chaque plante individuellement permettait également de s'en passer.

L'éclaircissage a été réalisé le 25 avril 1964, en coupant soigneusement au scalpel, au-dessous du collet, chaque plante à supprimer. On évitait ainsi l'arrachage qui aurait risqué d'endommager le système racinaire des plantes subsistant. Les comptages ont continué sur celles-ci jusqu'au 20 juin. A cette époque, il était encore possible de reconnaître chaque plante individuellement, grâce à l'écartement important et au fait que le Dactyle est une espèce à tallage moindre que la Fétuque.

Naturellement, les nombres de talles moyens avant éclaircissage n'ont pas été calculés sur toutes les plantes présentes mais seulement sur celles qui devaient subsister, afin de ne pas confondre une différence d'échantillonnage (qui peut être forte comme le montre le graphique) avec l'effet du traitement.

Lors du prélèvement du 30 avril, aucun épi n'était apparu, alors que la fois suivante, le 15 mai, toutes les plantes étaient épiées : on peut donc situer la médiane d'épiaison vers le 8 mai.

Quant à la floraison, nulle le 15 mai, elle affectait environ 30 p. 100 des plantes le 3 juin et était terminée le 12 juin ; sa médiane s'est donc produite le 5 juin environ.

2. Résultats

Ils sont représentés planche I. On voit que le fait de diviser par deux la pression de compétition n'a en rien affecté la crise du tallage : les traitements D et E se sont comportés comme leurs témoins respectifs A et B.

Mais la suppression de trois plantes sur quatre (traitement F) a empêché la disparition de talles ; elle n'a pourtant pas suffi à permettre une reprise normale du tallage.

On peut donc conclure à une influence réelle mais faible des facteurs trophiques. Comment expliquer ce résultat ? Un fait remarquable est que l'augmentation des éléments nutritifs disponibles, due à l'éclaircissage, ne profite aux jeunes talles qu'au-delà d'un certain seuil : par conséquent, en deçà, seules les talles vigoureuses peuvent éventuellement en bénéficier. Ceci peut s'expliquer si la crise du tallage n'est qu'une question de compétition entre talles, et si celle-ci est extrêmement forte. Mais on peut également admettre une influence hormonale qui détournerait la circulation des substances nutritives vers les talles reproductrices, jusqu'à satisfaction de leurs besoins.

Le fait qu'on n'observe dans aucun traitement, d'apparition de nouvelles talles, peut faire penser à une autre hypothèse : des actions hormonales bloqueraient la croissance des jeunes talles ou bourgeons sans entraîner leur mort, celle-ci étant due à la compétition. Dans ce cas, un supplément trophique dépassant un certain seuil, ne devrait plus avoir d'efficacité, les besoins des talles bénéficiaires étant limités par suite de l'inhibition de leur croissance. On aurait donc dû obtenir une différence entre les traitements D ou E, et leurs témoins A ou B, au moins aussi grande qu'entre F, et D ou E, ce qui n'est pas le cas. Nous verrons d'ailleurs que, dans l'expérience suivante, nous avons observé, en réponse aux apports nutritifs, des apparitions de talles nouvelles.

Il est probable d'autre part, que l'action exercée par la compétition avant l'éclaircissage ne disparaît pas instantanément. Cet arrière-effet n'est-il pas suffisant pour masquer l'effet de la compétition présente ? Remarquons qu'ici cette action retardée aurait dû durer plus d'un mois ; or, dans le traitement F, nous avons obtenu une réponse pendant ce laps de temps ; nous verrons de même que, dans l'expérience suivante, nous avons obtenu des réponses rapides à l'action des facteurs nutritifs. Il ne semble donc pas que, au moins dans nos expériences, la compétition ait exercé d'effet assez durable pour gêner l'interprétation des résultats.

Cette expérience a donc montré que les facteurs trophiques jouaient un rôle dans la crise du tallage, soit par suite d'une simple compétition entre talles, soit par un détournement de ces facteurs sous influence hormonale. Par contre, ce rôle est resté limité.

La présente expérience nous a permis également de constater que *la crise du tallage s'était terminée* après le prélèvement du 3 juin, c'est-à-dire pratiquement à la *floraison*, ce qui concorde avec l'affirmation de REBISCHUNG (in MANSAT, 15).

SECONDE EXPÉRIENCE : ACTION DE LA NUTRITION AZOTÉE A DIFFÉRENTS MOMENTS DE LA CRISE DU TALLAGE CHEZ « DACTYLIS GLOMERATA » L.

Constatant le manque de concordance précise entre crise du tallage et stades du développement, GILLET, dans le précédent article, avait émis l'hypothèse que la compétition pourrait s'ajouter à une inhibition hormonale, et avoir une durée plus

longue. Les résultats de l'expérience ci-dessous nous ont amenés à préciser que les éléments nutritifs devraient migrer en priorité vers les talles reproductrices. Mais nous ne savions toujours pas dans quelle mesure la compétition est susceptible de prolonger la crise du tallage en deçà ou au-delà de l'éventuelle action hormonale.

C'est pourquoi nous avons réalisé cette seconde expérience, où nous avons agi sur la nutrition à différents moments. Nous nous sommes contentés, cette fois, de le faire au niveau racinaire, pour simplifier le protocole expérimental, et parce que, dans notre troisième expérience réalisée en même temps, nous entreprenions l'étude comparée de l'action des facteurs trophiques aériens (lumière) et souterrains (ions minéraux).

1. Matériel et méthodes

Le 24 août 1964, nous avons semé, en pleine terre, des graines de la variété *Floréal*, sous forme de trois lignes de 1,20 m par parcelle, espacées de 70 cm. Seul un mètre linéaire au centre de la ligne médiane était destiné aux comptages de talles : le reste avait pour rôle d'éviter tout effet de bordure, comme dans l'expérience précédente. Les plantes étaient espacées de 2,5 cm sur la ligne. Les manquants ont été remplacés par repiquage le 15 octobre 1964.

Les comptages de talles, commencés le 3 mars 1965, ont été plus fréquents, puisque c'est à la dimension « temps » que nous nous intéressons. Ils ont encore concerné les mêmes plantes d'une date à l'autre, et, pour les mêmes raisons que précédemment, l'expérience n'a pas comporté de répétitions.

Le stade du développement a été observé sur les lignes de bordure, mais nous ne pouvions arracher trop de plantes à ces dernières afin de ne pas leur retirer leur rôle. Le nombre de prélèvements a donc dû être limité et ils ont dû porter sur un petit nombre d'individus.

Le 22 mars, la majorité des plantes avaient dépassé légèrement le Stade Doubles Rides : le 14 avril, elles étaient au stade C, et la tige avait une longueur moyenne de 1,7 cm (sur les talles principales). Le 5 mai, 29 p. 100 des plantes étaient épiées ; ce chiffre est passé à 84 p. 100 le 11 mai ; on peut donc situer la médiane d'épiaison le 7 mai. La floraison, nulle le 25 mai, était générale le 1^{er} juin : sa médiane s'est donc produite vers le 27 mai.

Il est à noter que 10 p. 100 des plantes restèrent toujours végétatives. Nous verrons que ceci s'est reproduit à plus grande échelle dans notre troisième expérience.

Quatre traitements étaient prévus : un témoin (A) et trois autres devant recevoir une fumure lorsque la crise du tallage commencerait à se manifester. Cet apport devait être le seul pour le traitement B. Les deux derniers (C et D) devaient recevoir une autre dose égale à la première, lorsque l'effet éventuel de celle-ci commencerait à disparaître, ou au plus tard dans les trois semaines. Le traitement C ne comportait plus d'autre apport d'engrais, tandis que D devait continuer à en recevoir régulièrement, jusqu'à la fin de l'expérience. L'effet de la nutrition minérale à un moment donné pouvait ainsi être estimé par la différence de comportement entre deux traitements ayant eu, jusque là, la même histoire.

En fait, nous verrons que nous avons été amenés à effectuer une fumure tardive, en supplément, sur le traitement B.

L'engrais choisi fut l'azote sous forme nitrique : immédiatement soluble et assimilable tel quel par la plante, il n'est pas stocké dans le sol : c'est donc celui qui se prête le mieux aux essais portant sur les dates. C'est également celui qui a la plus forte action sur le tallage, selon l'ensemble des Auteurs qui ont travaillé ce sujet. La dose adoptée pour chaque apport a été modérée (30 kg à l'hectare) afin qu'elle puisse être totalement absorbée par la plante avant l'apport suivant.

2. Résultats

Ils sont représentés planche II : comme on le voit, la crise du tallage a commencé le 29 mars 1965. *Le premier apport d'azote a donc été effectué le 9 avril* sur les traitements B, C, et D. *Il s'est montré efficace* : le nombre de talles a cessé de diminuer ou a augmenté, alors que sur le témoin il continuait à baisser, quoiqu'assez lentement : une et demie par plante en moyenne en 18 jours. Au bout de ce temps, le second apport a été réalisé (le 28 avril) sur C et D. Le comportement de B par la suite a été particulièrement remarquable : l'effet de la première fumure a cessé et les talles ont

recommencé à disparaître, plus vite même que chez le témoin, jusqu'à ce que leurs nombres respectifs ne soient pas plus différents qu'ils n'étaient au départ du fait de l'échantillonnage ou du terrain. Puis leur évolution est devenue très parallèle.

Pendant ce temps, ils ont nettement augmenté en nombre dans les traitements C et D : *l'azote du 28 avril a donc, lui aussi, été efficace*. Il semble même l'avoir été plus que celui du 9 avril, mais n'oublions pas que les deux s'ajoutaient et ont pu agir de façon cumulative.

A partir du 11 mai, l'effet du second apport a cessé et le nombre de talles vivantes a recommencé à décroître. Toutefois, ce qui s'était produit 15 jours avant sur le traitement B ne s'est pas renouvelé : l'avantage acquis par rapport au témoin n'a pas disparu, les évolutions ont été parallèles. Faut-il voir là un effet de la dose plus forte reçue au total par C et D que par B ? Ou le comportement de ce dernier n'était-il tout simplement pas significatif ? Nous n'avons pas d'éléments pour le dire.

Une troisième fumure a été effectuée le 18 mai sur le traitement D seul. Cette fois, elle a été *très peu efficace*, malgré l'effet cumulatif avec les deux premières : la disparition de talles a seulement été stoppée avec une semaine de retard, c'est-à-dire après la floraison.

Il est difficile de dire si le quatrième apport, du 3 juin, a agi sur la crise du tallage : celle-ci se terminait d'elle-même sur les autres traitements au moment où l'effet de celui-ci s'est fait sentir à partir du 10 juin. Par contre, cet apport a *permis à la reprise spontanée d'apparition de talles, d'être beaucoup plus forte*.

Pour le confirmer nous avons réalisé le 15 juin une fumure supplémentaire, non prévue au protocole, sur le traitement B en même temps que sur D : nous avons en effet estimé que B était redevenu depuis assez longtemps, semblable au témoin A, pour autoriser une nouvelle comparaison. Le résultat fut conforme au précédent : *la reprise du tallage fut beaucoup plus importante sur B et D que sur A et C*.

Nous pouvons résumer ainsi ce qui précède : *la crise du tallage a réagi à la fumure azotée, mais inégalement selon la date : la moindre réponse s'est produite à peu près à partir de l'épiaison (mi-mai)*. Cette réaction a cependant toujours été fugace et relativement faible, aux doses modérées utilisées : le tallage est loin d'avoir été maintenu à son rythme initial. Ces constatations concordent avec celles de l'expérience précédente.

Elles permettent de préciser que la compétition, ou l'inhibition hormonale si elle existe, ont eu leur plus forte intensité vers l'épiaison.

Dans cette expérience, les réponses aux apports d'azote ont toujours été très rapides, ce qui permet d'éliminer l'hypothèse d'un arrière-effet durable de la compétition, que nous avons envisagée dans notre première expérience. Ceci est particulièrement net pour le traitement B, qui a réagi fortement à l'apport du 15 juin, quoiqu'ayant été depuis deux mois dans des conditions trophiques particulièrement difficiles.

Nous avons également obtenu, pendant la crise du tallage, plusieurs réponses à l'azote par apparition de talles nouvelles : une autre hypothèse, avancée à propos de la première expérience, est donc ainsi éliminée, sauf peut-être au moment de l'épiaison : celle d'un arrêt de croissance sous influence hormonale, suivi éventuellement, sous l'effet de la compétition, de la mort des talles ainsi bloquées.

Cette fois, ce n'est qu'une dizaine de jours après la floraison que le nombre de talles a cessé de régresser puis, progressivement, a repris. *Il semble donc qu'il n'y ait*

pas non plus de concordance précise entre la fin de la crise du tallage, et un stade du développement. Par la suite, les apports d'azote se sont avérés beaucoup plus efficaces que pendant la crise du tallage elle-même.

TROISIÈME EXPÉRIENCE : ACTION DE LA COMPÉTITION AÉRIENNE ET SOUTERRAINE SUR LA CRISE DU TALLAGE DE « FESTUCA PRATENSIS » HUDS.

En même temps que nous cherchions à préciser les résultats de notre première expérience sur *Dactyle*, nous avons voulu les vérifier sur l'espèce qui fait l'objet principal du travail du premier auteur. Mais nous avons pensé qu'il nous serait possible de chercher en outre à savoir si c'est par l'intermédiaire de l'assimilation chlorophyllienne (ombrage mutuel) ou de la nutrition minérale au niveau des racines, que la compétition agit sur la crise du tallage.

1. Matériel et Méthodes

Pour pouvoir distinguer les deux types de compétition ci-dessus, nous avons séparé les racines des plantes à observer de celles qui devaient exercer leur action de voisinage, ne laissant ainsi subsister la concurrence que pour la lumière. Néanmoins l'obstacle placé pour séparer les racines ne permettait pas à celles-ci de bénéficier de plus de terre qu'elles n'en auraient eue sans lui.

Le moment venu, l'action sur la compétition aérienne a consisté à enlever les plantes concurrentes ; au niveau souterrain, il s'est agi d'apports d'engrais pour compenser l'impossibilité de modifier le volume de sol.

La séparation entre les racines devait être très profonde, car la Fétuque explore normalement la terre jusqu'à 60 à 100 cm environ. Il n'était donc pas possible de l'installer entre plantes voisines sur la même ligne. C'est pourquoi nous avons dû nous contenter d'agir sur la compétition entre lignes ; pour compenser, nous avons rapproché celles-ci beaucoup plus que dans les autres expériences.

Quatre traitements étaient prévus :

- T : Témoin,
- R : Apport de fumure minérale,
- L : Arrachage des lignes voisines,
- RL : Combinaison de R et de L.

Comme la crise du tallage de la Fétuque était beaucoup moins nette que chez le *Dactyle*, nous avons cru nécessaire d'obtenir une plus grande précision, en réalisant trois répétitions. Nous avons donc douze « parcelles élémentaires ». Chacune fut installée selon le dispositif suivant (pl. III) :

Deux grandes caisses, de bois, de 80 cm $\times$ 100 cm, et de 60 cm de profondeur (dimensions intérieures) ont été installées dans le sol jusqu'au ras, et remplies de terre arable bien homogène, prélevée dans les 20 cm de surface du sol de notre Station, et soigneusement tamisée et mélangée. Les joints ont été bouchés au mastic. L'épaisseur des parois était de 2 cm. Entre les caisses, un espace de 16 cm a été lui aussi comblé avec la même terre. C'est dans cet espace que nous avons semé, avec 1 cm entre chaque plante, la ligne à étudier. Les observations ne devaient porter que sur les 50 cm du centre, pour éviter les effets de bordure. Dans chaque caisse, quatre autres lignes ont été également semées, de sorte que toutes soient séparées entre elles par 20 cm.

Ceci a été réalisé le 7 septembre 1964 ; le 29 octobre, des plantes ont été prélevées dans les lignes extérieures des caisses, et repiquées à la place des manquantes de celles à étudier. Elles possédaient alors 2 à 3 feuilles.

Le 24 novembre, nous avons placé dans le sol, verticalement, entre chaque plante à observer, de petites plaquettes d'aluminium de 1,5 cm de haut sur 5 cm de long, afin de pouvoir individualiser chaque plante jusqu'au bout malgré la très forte densité : à cause de celle-ci, nous craignons en effet que la concurrence n'amène la mort de plantes entières et nous voulions suivre ce phénomène. En fait, quatre plantes seulement ont disparu sur l'ensemble de l'essai pendant toute sa durée.

Les comptages de talles ont commencé le 13 février 1965. Faute de temps, il n'a pas été possible de les réaliser par plante, mais seulement par ligne.

Au prélèvement du 15 avril, la crise du tallage avait commencé. Nous avons donc débuté le traitement R le 20 avril : à partir de cette date, nous avons apporté chaque semaine une fumure correspondant à 30 kg d'azote, 18 kg d'acide phosphorique, 30 kg de potasse et 3 kg de magnésie à l'hectare. Notre but était de maintenir à un niveau élevé la richesse du sol en ces éléments. Le temps n'était pas une variable étudiée spécialement, nous pouvions faire intervenir d'autres ions que l'azote, moins rapidement solubles. Néanmoins, nous avons choisi pour chacun les formes les plus solubles : nitrate de chaux du commerce, nitrate de potassium, phosphate monopotassique et sulfate de magnésium. Les proportions ont été choisies en fonction des caractéristiques du sol. Le magnésium était destiné à éviter tout blocage de cet élément par l'ion potassium apporté.

L'arrachage des lignes des caisses pour les traitements L et RL a été réalisé le 6 mai seulement : auparavant, elles faisaient trop peu d'ombre pour que leur enlèvement puisse créer des différences sensibles de comportement.

Le 15 mai, dans les autres traitements, les plantes des caisses ont commencé à verser sur la ligne centrale, créant un microclimat très humide. Par peur du développement de maladies cryptogamiques, nous les avons alors écartées jusqu'au 20 mai : pendant ce temps, toute différence entre traitements due à la lumière a donc été supprimée.

Le 20 mai, nous avons redressé les plantes mais les avons maintenues droites par des cordes tendues entre des piquets, afin d'éviter une nouvelle verse. L'ombre portée aux lignes étudiées était ainsi rétablie mais avec une intensité moindre qu'auparavant.

A partir du 15 mai, une certaine sécheresse étant apparue, les traitements sans fumure ont reçu une quantité d'eau égale à l'eau de solution de l'engrais apporté aux autres. Puis la sécheresse s'accroissant, nous l'avons compensée à partir du 25 mai par un litre d'eau sur chaque ligne deux fois par semaine, ce qui correspondait à chaque fois à une pluie de 5 mm. De la sorte, le déficit hydrique du sol ne fut jamais supérieur à 76 mm. Étant donné la profondeur normalement atteinte par les racines, celles-ci se trouvaient donc encore dans la zone humide.

La variété utilisée dans cet essai a été *Sequana*, qui possède les mêmes caractéristiques (précoce, peu alternative, bien homogène) que celles qui nous avaient servi dans nos expériences principales, et dont nous ne possédions malheureusement plus de graines viables.

L'examen des stades de développement ne pouvait être réalisé sur les plantes des caisses, car leur profondeur d'enracinement était trop limitée. C'est donc sur les extrémités des lignes étudiées que les prélèvements ont été faits. Mais, comme dans les expériences précédentes, ils ont dû être peu nombreux et porter sur peu de plantes. Le 27 avril, le stade C était atteint sur presque toutes les plantes. Les tiges avaient en moyenne 4,4 cm. L'épiaison, non commencée le 14 mai, était terminée le 24 : on peut donc situer sa médiane le 19 mai. La floraison a débuté très légèrement le 4 juin et était générale le 9 : les traitements R et RL avaient une avance d'un ou deux jours, le témoin un retard égal. On peut situer la médiane vers le 7 juin.

2. Résultats

Les trois parcelles de chaque traitement s'étant comportées de façon à peu près identique, nous avons représenté, planche IV, l'évolution moyenne de leurs nombres de talles par plante. Ceux-ci ont été pratiquement les mêmes pour les parcelles R, L et RL jusqu'à l'application des traitements. Pendant ce temps, ils se sont trouvés supérieurs d'environ 17 p. 100 pour le témoin, qui devait pourtant par la suite, passer en fin de classement. Aussi, nous avons multiplié tous ses chiffres par 0,85 avant de les faire figurer sur le graphique : une telle transformation le rend plus clair sans fausser l'évolution.

L'examen de la planche IV montre en premier lieu une *importante disparition de talles sur le témoin*, contrairement à ce que nous avons trouvé jusqu'ici sur *Festuca pratensis* HUDS. Or, cette expérience était réalisée à une densité de peuplement végétal très supérieure aux précédentes. HUOKUNA (11) et LANGER (12), qui avaient eux aussi, travaillé avec des peuplements denses, avaient également constaté une mort de talles au printemps. *Il y a donc là un argument de plus en faveur de l'influence de la compétition*. Le graphique montre que celle-ci dans notre travail a agi à la fois au niveau aérien et au niveau souterrain. Les traitements L ont été moins efficaces que

les traitements R, mais il ne faudrait pas en conclure que le tallage est moins limité par l'assimilation chlorophyllienne que par la nutrition minérale : en effet, la quantité supplémentaire reçue par L, a été relativement faible, du fait que nous n'avons travaillé que sur la compétition entre lignes, et que nous avons dû encore diminuer celle-ci pour éviter la verse.

Comme dans la seconde expérience sur Dactyle, les traitements n'ont pas été efficaces à tout moment : les deux premiers apports de fumure n'ont amené aucune réponse ; puis, les suivants, ainsi que la suppression de l'ombrage des lignes latérales, ont ralenti ou supprimé la disparition du tallage, qui continuait à régresser chez le témoin. En fin d'essai, toute réponse aux traitements a cessé.

Malheureusement, les périodes de sensibilité à la nutrition n'ont pas du tout été les mêmes que précédemment : cette fois, c'est justement entre l'épiaison et la floraison que la réponse a été la plus forte, et c'est au début de la crise, dès avant le stade C, et à la fin, après la floraison, que les traitements ont été le moins efficaces.

Nous ne connaissons pas l'explication de ce phénomène. Peut-être est-il dû à la différence de matériel végétal. Remarquons toutefois que cette expérience n'était pas conçue pour situer dans le temps l'action de la nutrition sur la crise du tallage ; les plantes R s'enrichissaient progressivement en éléments minéraux avec les fumures successives, ce qui peut expliquer leur différence croissante avec le témoin. De même, l'absence finale de réaction peut correspondre à une saturation de leur capacité d'absorber ou de métaboliser une quantité supplémentaire d'ions minéraux : elles en avaient déjà reçu une très forte dose.

De toute façon les résultats confirment *l'importance du supplément de nutrition nécessaire pour réduire la crise du tallage* : il a fallu l'équivalent de 90 kg d'azote à l'hectare pour obtenir un début de réponse ; de 180 kg pour voir augmenter à nouveau le nombre de talles.

Remarquons que la fin de la crise sur le témoin s'est présentée d'une façon encore différente des expériences précédentes : la disparition de talles s'est arrêtée dès la floraison, mais la reprise a attendu encore deux semaines : *la pression* (très forte ici) *des limitations trophiques pourrait bien jouer un rôle à ce moment également.*

Une critique peut être faite à cette expérience : il est apparu à la suite d'un comptage du nombre de tiges par plante, effectué par précaution le 25 juin, que certaines plantes étaient restées végétatives (37 à 53 p. 100, selon les lignes, sans rapport avec le traitement). Ceci ne s'était produit auparavant qu'en 1959-1960, avec des semis beaucoup plus tardifs (voir chap. V). Ici encore, la forte densité de peuplement est certainement responsable de ce phénomène, en ralentissant la croissance automnale, de sorte que les plantes abordent l'époque de la mise à fleurs, dans un état semblable à celles de 1959-1960. Le nombre de talles par plante est d'ailleurs du même ordre, plus faible même cette fois-ci.

La critique que l'on peut faire à cette expérience est alors la suivante : l'effet des traitements n'a-t-il pas porté exclusivement sur les plantes végétatives ? auquel cas toutes les conclusions que nous venons de tirer ne concerneraient pas la crise du tallage.

Nous ne pensons pas que cette objection soit fondée. En effet, la différence entre les traitements extrêmes est d'environ 6 talles. Si cette différence n'avait porté que sur 45 p. 100 des plantes, celles-ci auraient dû avoir en moyenne, en fin d'expérience,

au moins $6 \times 100/40 = 15$ talles de plus dans le traitement RL, que dans le témoin, soit au minimum 14,5 en tout puisqu'aucune mort de plante ne s'est produite même chez ce dernier. Comme le nombre moyen était de 11 seulement pour RL, les plantes végétatives auraient dû être les plus vigoureuses : or, c'est le contraire qui s'est produit, et de très loin : elles n'avaient la plupart du temps que quelques talles. Nous verrons qu'il en a été de même en 1959-1960.

Une autre raison qui plaide contre cette objection est la suivante : dans la dernière expérience sur le *Dactyle*, où nous avons suivi l'évolution du nombre de talles pour chaque plante, ce sont les plus vigoureuses qui ont manifesté les plus grandes amplitudes de variation du nombre de talles, tant du fait de la crise spontanée que du fait de la fumure.

En résumé, cette expérience a confirmé l'influence des facteurs trophiques sur la crise de tallage, l'énormité des besoins à ce moment, et a indiqué que la nutrition carbonée et la nutrition minérale sont toutes deux concernées par ce phénomène.

CONCLUSIONS

Ces études sur la crise du tallage de *Festuca pratensis* HUDS. et de *Dactylis glomerata* L. ont permis de préciser les points suivants :

- a) cette crise s'est bien terminée vers la floraison, mais sans concordance précise ;
- b) elle s'est trouvée effectivement sous la dépendance d'une compétition entre talles pour les facteurs trophiques ;
- c) cette dépendance ne s'est pas manifestée avec une égale intensité, pendant toute la durée de la crise ;
- d) les quantités de substances nutritives nécessaires pour maintenir en vie les jeunes talles et en faire apparaître d'autres, ont été très importantes, et n'ont néanmoins pas suffi à maintenir le rythme de tallage initial. Ceci pourrait s'expliquer par une circulation prioritaire dans la plante, vers les talles reproductrices ;
- e) c'est la nutrition considérée globalement qui est impliquée dans la crise du tallage, puisque des facteurs aussi divers que l'absorption d'ions minéraux par les racines, ou l'activité photosynthétique, sont en jeu.

La crise du tallage peut donc être attribuée pour une bonne part, à une *compétition nutritive* capable, au moins, d'étendre la durée de la crise dans le temps, au début et probablement à la fin, et d'en augmenter l'intensité au moment où elle est maximum. Cette compétition est importante, qu'elle joue vis-à-vis de la nutrition carbonée (lumière) ou minérale (absorption racinaire). Mais nous n'avons pas pu éliminer totalement l'hypothèse d'une inhibition hormonale, qui jouerait au plus fort de la crise ; tout se passe alors comme si les matériaux trophiques migraient en priorité, dans la plante, vers les talles reproductrices.

C'est ce qu'affirme, précisément, CHAMPAGNAT (4) à propos de l'inhibition corrélative : la circulation des éléments nutritifs se ferait préférentiellement vers des pôles dont le pouvoir d'attraction serait modifiable par applications de kinétine.

On peut toutefois se demander si la crise du tallage est vraiment un phénomène de dominance apicale : en effet, la plupart des études consacrées à ce sujet sont effectuées sur des espèces où l'inhibition se manifeste sur des bourgeons dont l'activité normale consiste en une élongation caulinaire. Ici, au contraire, c'est l'apparition des talles, qui se ramène à l'allongement de leurs feuilles, qui est empêchée. Remarquons toutefois que c'est bien l'activité normale (ici foliaire) du bourgeon qui est inhibée.

Pourquoi la crise du tallage se termine-t-elle spontanément vers la floraison ? Il est permis de remarquer que c'est précisément à cette époque que cesse la croissance des talles reproductrices, et par conséquent l'influence apicale qui lui est liée, ainsi que leurs besoins trophiques. En effet, ces tiges mourront après avoir servi à la fois à nourrir les grains et à constituer des réserves dans les bases des chaumes.

Du point de vue pratique, nos résultats laissent peu d'espoir de pouvoir éliminer totalement la crise du tallage de façon économique par des apports d'engrais. Par contre, ceux-ci, appliqués vers mars, doivent permettre de réduire sa durée ; appliqués plus tard, ils doivent pouvoir agir sur son intensité.

Reçu pour publication en janvier 1969.

SUMMARY

ON SOME ASPECTS OF THE GROWTH AND DEVELOPMENT
OF THE WHOLE GRAMINACEOUS PLANT UNDER NATURAL CONDITIONS
FESTUCA PRATENSIS HUDS.

II. — THE TILLERING SLUMP

In a preceding article the first author showed that the tillering slump of *Festuca pratensis* HUDS. in the spring does not necessarily coincide exactly with any particular stage of development.

He put forward the hypothesis that this crisis would be, to a great extent, conditioned by nutritional competition between tillers.

We have now carried out three experiments to explore the respective importance of competition and hormonal inhibition in this phenomenon.

Two of these experiments were done on *Dactylis glomerata* L. where the tillering peak is very pronounced. The third experiment was carried out on *F. pratensis* HUDS. the species studied in the previous paper.

1. First experiment: general effect of competition on the tillering slump of *Dactylis glomerata* L.

In August 1963 seed of the *Floreal* variety was sown at three different spacings : 2.5 cm, 5 cm and 10 cm apart along the rows, the rows themselves being 70 cm apart.

In April 1964, when the number of tillers had begun to decrease, we increased the distance between the plants by removing one plant in two, or three plants in four. Thus the spacing increased as follows :

Treatment D from 2.5 to 5 cm
Treatment E from 5 to 10 cm
Treatment F from 2.5 to 10 cm.

The control plots were kept constant at :

Treatment A 2.5 cm
Treatment B 5 cm
Treatment C 10 cm

Plate I shows that *nutritional factors influenced results* but only *above a certain threshold*, for only Treatment F proved effective. This presumes that the nutritive substances circulate in the plant, giving priority to the reproductive tillers until their needs have been met, and this, either by a hormonal control or by the effect of competition.

The influence of nutritional factors was otherwise small, for though the death of the tiller was prevented, no new tillers were formed.

2. Second experiment: the influence of nitrogen nutrition at different times during the slump of tillering in *Dactylis glomerata* L.

The object of the experiment was to discover if a nutritive action, and possibly a hormonal inhibition, could not be superimposed, with different lengths of time.

The experiment was carried out in 1965 on plants of the *Floreal* variety sown on 24 August 1964 at a spacing of 2.5×70 cm.

Plate II shows that the applications of nitrogen on the 9th April and the 28th April were efficacious, whereas that on the 18th May had but little effect. By contrast, the applications of the 3rd June and 15th June, after the end of the tillering slump, were much more effective than all the previous treatments.

This experiment appears to show that *competition, or hormonal inhibition, if that exists, are at their greatest intensity about the heading stage*, and that the tillering response to nutrition is always weaker during the tillering crisis than later.

3. Third experiment: action of aerial and root competition on the tillering slump of *Festuca pratensis* HUDS.

The system used (Plate III) allowed us to separate the roots of the rows studied from the roots of neighbouring rows, thus leaving only aerial competition between rows.

The variety *Sequana* was sown on the 7th September 1964, and the following treatments were applied from April 1965:

- T : control
- R : (root feeding) : weekly applications of mineral nutrients
- L : (aerial feeding) : removal of neighbouring rows
- RL : combination of R and L.

Plate IV shows that *carbon nutrition and mineral nutrition both played an important part*. But the poor response of the plants confirms the enormous extent of their requirements during the tillering stage.

4. Conclusion

The tillering slump can be largely attributed to competition for nutriment, capable at least of lengthening the duration of the crisis period and of increasing its intensity at the maximum point.

This competition is important whether it concerns mineral or carbon (sunlight) nutrition. However, we have not been able to eliminate entirely the hypothesis of hormonal inhibition which would act at the maximum of the tillering slump: everything then functions as if trophic substances in the plant were moving first of all towards the reproductive tillers.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- (1) ASPINALL D., 1961. Control of tillering in the barley plant. I. Pattern of tillering and its relation to nutrient supply. *Austral. J. biol. Sci.*, **14**, 493-505.
- (2) ASPINALL D., 1963. The control of tillering in the barley plant. II. The control of tiller-bud growth during ear development. *Austral. J. biol. Sci.*, **16**, 285-304.
- (3) BOMMER D., 1962. Expériences sur la physiologie du tallage chez les graminées perennes. *Ann. Meet. West. Soc. Crop. Sci. Bozeman*, Montana, 6 p.
- (4) CHAMPAGNAT P., 1965. Carences et inhibition corrélative. *Trav. Biol. végét. dédiés au Prof. Plantefol* 5-19.
- (5) COOPER J. P., SAEED S. W., 1949. Studies on growth and development in *Lolium*. I. Relation of the annual habit to head production under various systems of cutting. *J. Ecol.*, **37**, 233-259.

- (6) EASTIN J. D., TEEL M. R., LANGSTON R., 1964. Growth and development of six varieties of Smooth Brome grass (*Bromus inermis* LEYSS.) with observations on seasonal variation of fructosan and growth regulators. *Crop. Sci.*, **4**, 6, 555-559.
 - (7) GILLET M., 1967. Relations entre les premiers signes de l'élongation caulinaire et ceux de la mise à fleurs chez *Festuca pratensis* HUDS. *C. R. Soc. Biol.*, **161**, 160-163.
 - (8) GILLET M., 1967. Mise à fleurs et corrélations entre talles chez *Festuca pratensis* HUDS. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **264**, 2634-2637.
 - (9) GILLET M., 1969. Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière de graminée en conditions naturelles : *Festuca pratensis* HUDS. I. Construction de la touffe. *Ann. Amélior. Plantes*, **19**, 1.
 - (10) GREGORY F. G., VEALE J. A., 1957. A reassessment of the problem of apical dominance. *Symp. Soc. exper. Biol.*, **11**, 1-20.
 - (11) HUOKUNA E., 1966. Tillering in meadow swards. *10th internation. Grassl. Congr. Section I.*, 39-44.
 - (12) LANGER R. H. M., 1958. Changes in the tiller population of grass swards. *Nature*, **182**, 1817.
 - (13) LANGER R. H. M., 1959. Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense* L.). V. Growth and flowering at different levels of nitrogen. *Ann. appl. Biol.*, **47**, 740-751.
 - (14) LEOPOLD A. C., 1949. Control of tillering in grasses by auxin. *Amer. J. Bot.*, **36**, 437-439.
 - (15) MANSAT P., 1964. Physiologie de l'exploitation des graminées dans la prairie. *Fourrages*, **20**, 42-54.
 - (16) MANSAT P., 1965. Tillering evolution in *Lolium italicum*. *Proc. 9th internation. Grassl. Congr.*, 395-398.
 - (17) ODA Y., KOYAMA S., 1961. Environmental control of tillering in cereals with special reference to relation between differentiation and growth of leaves on tillers of spring wheat. *Rep. Ind. Agric. Res. Tokohu. Univ.*, **12**, 47-60.
 - (18) THORNE G. N., 1962. Effect of applying nitrogen to cereals in the spring or at ear emergence. *J. agric. Sci.*, **58**, 89-96.
-

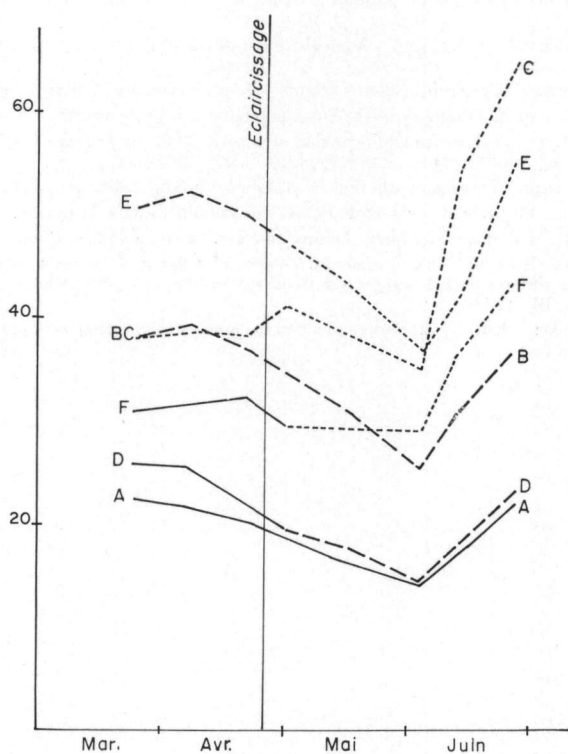


PLANCHE I

Influence d'un éclaircissage sur la crise du tallage de Dactylis glomerata L.

En ordonnées : nombre de talles

- A ————— 2,5 cm entre plantes, non éclairci
- B - - - - - 5 cm entre plantes, non éclairci
- C 10 cm entre plantes, non éclairci
- D ———— 2,5 cm entre plantes, éclairci à 5 cm
- E - - - - - 2,5 cm entre plantes, éclairci à 10 cm
- F 5 cm entre plantes, éclairci à 10 cm

(les traitements éclaircis sont ainsi représentés à tout moment comme le témoin ayant même densité de peuplement)

L'épiaison s'est située vers le 8 mai, la floraison vers le 5 juin.

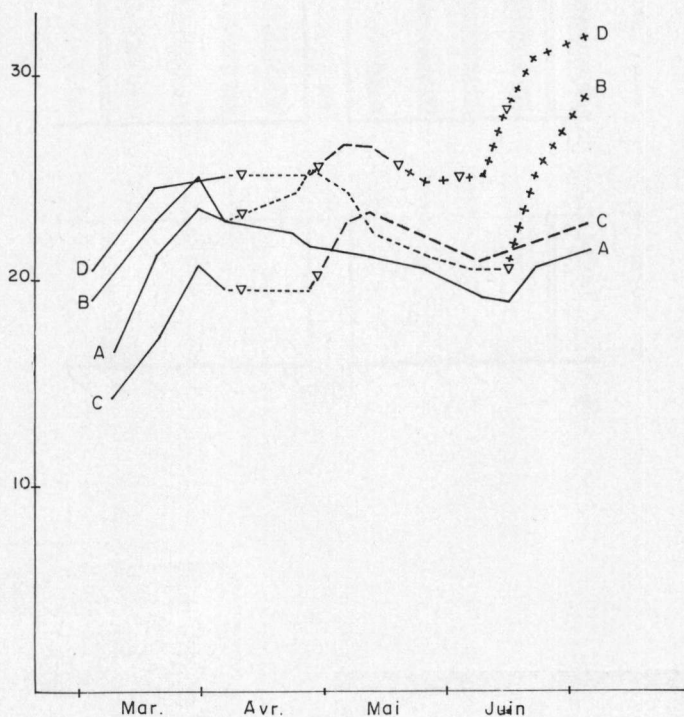


PLANCHE II

Action de la nutrition azotée à différents moments de la crise du tallage chez Dactylis glomerata L.

En ordonnées : nombre de talles

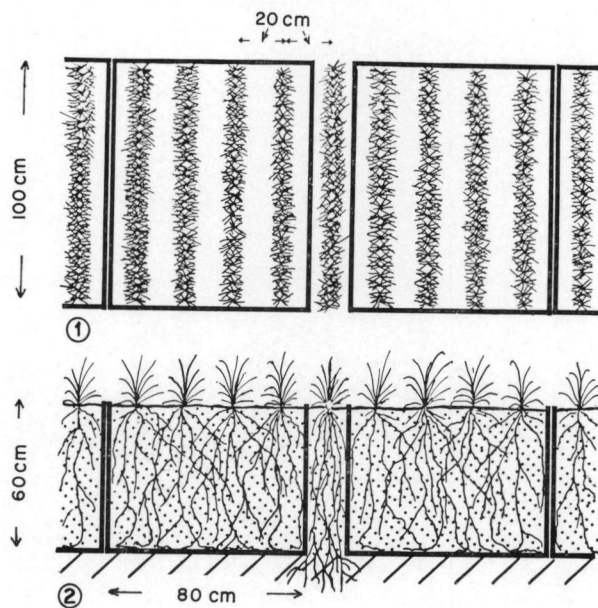
▽ dates des apports d'azote.

Les traitements sont représentés à un moment donné en fonction de la date du dernier apport d'azote.

- pas d'apport
- dernier apport le 9 avril
- dernier apport le 28 avril
- +++++++ dernier apport le 18 mai ou après
- A, B, C, D : les quatre traitements.

Le stade Doubles Rides était passé, de peu, le 22 mars ; le stade C s'est produit entre le 5 et le 14 avril, l'épiaison vers le 7 mai, la floraison vers le 28 mai.

La tige a atteint une longueur moyenne de 2 cm peu après le 14 avril.



③

④

PLANCHE III

Dispositif adopté pour l'étude de la compétition aérienne et souterraine pendant la crise du tallage chez Festuca pratensis HUDS.

- ① une parcelle élémentaire, en plan
- ② une parcelle élémentaire, en coupe
en pointillé : terre rapportée
en hachuré : sous-sol naturel
- ③ photo du dispositif, prise le 29 mars 1965
- ④ photo d'une ligne étudiée, située entre deux caisses, le 5 mai 1965
(vue de côté)

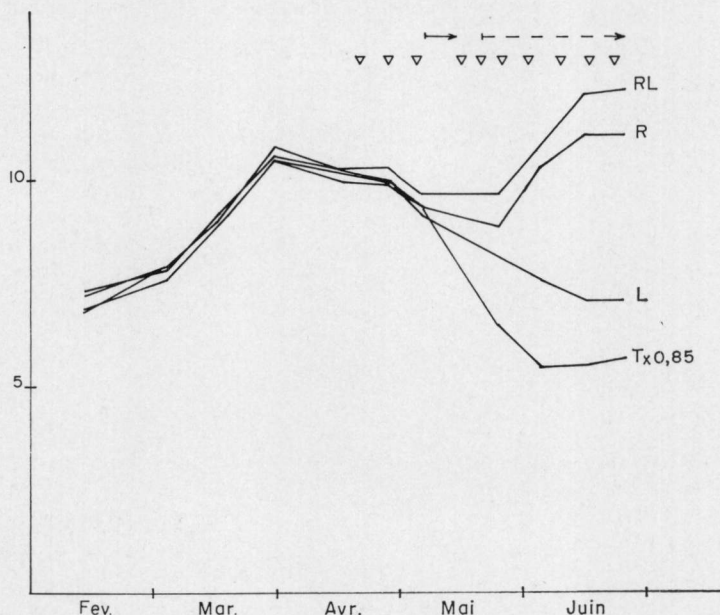


PLANCHE IV

*Compétition aérienne et souterraine pendant la crise du tallage
chez Festuca pratensis HUDS.*

En ordonnées : nombre de talles

T $\times$ 0,85 : témoin, ramené à une valeur initiale semblable aux autres traitements
(voir texte)

L : Compétition pour la lumière diminuée

R : Nutrition racinaire augmentée

RL : Traité à la fois comme R et L

∇ : Dates des apports d'azote

— — — — — périodes pendant lesquelles les parcelles « L » ont subi une compétition pour la lumière moindre que les autres : différence forte d'abord, puis nulle, puis modérée (voir texte).
Le stade C a été atteint avant le 27 avril, l'épiaison vers le 19 mai, la floraison vers le 7 juin.

LES POSSIBILITÉS D'AMÉLIORATION DE LA BETTERAVE FOURRAGÈRE (*BETA VULGARIS* L.)

F. LE COCHEC

avec la collaboration technique de A. GEFFROY

*Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques de l'Ouest,
École nationale supérieure agronomique, 35 - Rennes
Institut national de la Recherche agronomique*

PLAN

I. — ÉTAT ACTUEL DE LA CULTURE ET OBJECTIFS DE SÉLECTION.

1. Évolution et tendances actuelles de la culture.
2. Caractéristiques générales des variétés.
3. Les objectifs de sélection.
 - a) La monogermie.
 - b) L'augmentation des rendements en matière sèche.
 - c) La régularisation des rendements.
 - d) L'élévation du niveau de ploïdie.

II. — LA MONOGERMIE.

1. Les différentes origines monogermes.
2. Étude génétique de la monogermie.
3. Utilisation des lignées monogermes.
4. Monogermie et tétraploïdie.
5. Monogermie et germination.
6. La polyembryonie.

III. — L'EXPLOITATION DE LA VIGUEUR HYBRIDE.

1. Biologie florale et incompatibilité.
 - a) Biologie florale.
 - b) Le système d'incompatibilité.
 - c) Stérilité et fertilité partielles.
 - d) Le taux de fertilité en auto-fécondation.

2. La stérilité mâle.

- a) Le déterminisme de la stérilité mâle.
- b) Troubles anatomiques et physiologiques provoquant la stérilité mâle.
- c) Influence du milieu sur l'expression de la stérilité mâle.
- d) Transmission par greffe de la stérilité mâle.
- e) Fréquence des plantes mâle-stériles.
- f) Utilisation des lignées mâle-stériles.
- g) Les autres cas de stérilité (stérilité génique et stérilité induite).

3. Réaction à la consanguinité.

- a) Caractères morphologiques des lignées *inbred*.
- b) Caractères physiologiques des lignées *inbred*.
- c) Mode d'obtention des lignées.

4. Hétérosis

- a) Les croisements de lignées.
- b) Les tests d'aptitude à la combinaison.
- c) Recherches récentes.

5. Les systèmes de sélection.

- a) Les méthodes de sélection massale.
- b) Les méthodes contrôlant partiellement la pollinisation.
- c) Les méthodes contrôlant totalement la pollinisation.

IV. — LA MODIFICATION DU NIVEAU DE PLOIDIE.

- 1. Techniques de production et de détection des tétraploïdes.
- 2. Conséquences de la polyploïdie.
- 3. L'aneuploïdie.
 - a) Conséquences de l'aneuploïdie.
 - b) Sélection contre l'aneuploïdie.
- 4. L'haploïdie.

V. — LA RÉSISTANCE AUX MALADIES ET PARASITES.

- 1. La Jaunisse.
 - a) Nature de la maladie.
 - b) Recherche des variétés tolérantes.
- 2. Les maladies cryptogamiques.
- 3. Les nématodes.

VI. — LA RÉSISTANCE A LA MONTÉE A GRAINES.

- 1. Déterminisme génétique de la montée à graines.
- 2. Sélection contre la montée à graines.

VII. — CONCLUSION. — Schéma de sélection possible.

SOMMAIRE

Depuis l'introduction des variétés danoises, relativement peu de progrès ont été réalisés dans l'amélioration de la Betterave fourragère, le pourcentage élevé d'autostérilité étant un obstacle à l'application des méthodes contrôlant totalement la pollinisation.

Au cours d'une étude des problèmes concernant l'amélioration de cette espèce, il est fait état de

la possibilité d'obtention de lignées homozygotes autocompatibles et d'exploitation de la vigueur hybride par croisement de ces lignées avec des lignées monogermes mâle-stériles de Betterave à sucre.

I. — ÉTAT ACTUEL DE LA CULTURE ET OBJECTIFS DE SÉLECTION

1. *Évolution et tendances actuelles de la culture*

La culture de la Betterave fourragère est en régression continue en France depuis une dizaine d'années. Alors qu'antérieurement à 1957 les superficies cultivées étaient comprises entre 800 et 850 000 hectares, elles ne dépassent pas actuellement 650 000 hectares. Cependant, ces superficies concentrées surtout dans l'ouest et le nord-ouest du pays représentent encore presque le double des superficies consacrées à la Betterave à sucre.

Avec un potentiel de production de 12 à 13 000 unités fourragères par hectare, la Betterave fourragère constitue pourtant « la meilleure machine végétale dont dispose l'agriculture de l'Ouest » (MOULE, 1967). Elle présente en outre une certaine régularité des rendements, une haute valeur énergétique, une appétence élevée et une grande facilité de conservation.

La cause principale de la régression constatée actuellement doit être recherchée dans les grands besoins en main-d'œuvre que nécessitent les différentes opérations culturales. On a pu cependant envisager depuis peu la mécanisation complète de toutes ces opérations, du semis à la distribution aux animaux (DELURE et LEBRUN, 1966 ; DELURE, 1967 et ANONYME, 1967). Ces progrès ont été réalisés essentiellement par la transposition à la Betterave fourragère des techniques mises au point dans la culture de la Betterave à sucre (semences monogermes, semoir de précision, semis en place, désherbage chimique, démariage par des placeuses, etc.) et par la création de machines adaptées à la récolte de la Betterave fourragère. Les techniques de conservation et de distribution ont également été améliorées (ANONYME, 1967). On peut donc penser que la culture de la Betterave fourragère connaîtra bientôt un nouvel intérêt. Cet intérêt peut être accru par la création de variétés plus productives et mieux adaptées à ces conditions de mécanisation intégrale.

2. *Origine et caractéristiques générales des variétés*

Les formes cultivées de *Beta vulgaris* sont issues de Betteraves sauvages de la section *Vulgaris*, très vraisemblablement de *Beta maritima*. Les premières Betteraves, cultivées pour leurs feuilles, sont originaires d'Asie Mineure. Elles atteignent l'Allemagne au début du Moyen Âge (KNAPP, 1958) époque à laquelle on commence à les utiliser pour leurs racines. Il s'agirait de types intermédiaires entre la Betterave fourragère et la Bette mais on ignore comment les Betteraves fourragères se sont différenciées à partir de ces types. Les premières variétés existaient vers 1700 dans le Palatinat (KNAPP, 1958) mais c'est seulement en 1778, il n'y a donc pas deux siècles, que Philippe de VILMORIN signale pour la première fois la culture de la Betterave « Champêtre » en France. Il s'agit de la variété *Dick Wurzel* « espèce de Betterave cultivée en Allemagne pour la nourriture des vaches en hiver ».

Des sélections faites dans la variété *Blanche de Prusse* qui est à l'origine des Betteraves à sucre actuelles ont abouti également à la création de la variété *Géante blanche demi-sucrière* qui, malgré son nom, ne possède pas une richesse plus grande que la plupart des autres variétés.

Au milieu du XIX^e siècle on connaissait trois à quatre formes de Betterave champêtre, issues de la *Disette blanche d'Allemagne*, deux variétés rouges et enfin la *Jaune d'Allemagne* à partir de laquelle on sélectionna en France la *Betterave de Vauriac* et la *Jaune ovoïde des Barres* qui s'est répandue ensuite en Allemagne et en Scandinavie (J. de VILMORIN, 1923). Il est difficile de connaître les caractéristiques des premières variétés fourragères, car elles ont disparu devant l'extension des variétés que nous connaissons maintenant.

Ces variétés ont été, soit sélectionnées en France (*Géante rouge*, *Géante rose*, etc...), soit introduites d'Allemagne (*Jaune* et *Rouge d'Eckendorf* et d'*Oberndorf*...) ou d'Angleterre (*Globe*, *Mam-mouth*). Il en est résulté des formes très différentes, ce qui confirme la richesse en « variabilité de réserve » de la plante allogame-type qu'est la Betterave. A la différence de la Betterave à sucre, la sélection de ces variétés portait sur des caractères morphologiques et s'intéressait peu à l'augmentation de la teneur en matière sèche.

Les vieilles variétés constituent le groupe des Betteraves fourragères proprement dites caractérisées par leur faible enterrage et leur teneur en matière sèche, déterminée au réfractomètre, généralement inférieure à 11 p. 100. Elles occupent encore environ les deux tiers des superficies cultivées.

Les variétés dites *Danoises*, introduites vers 1956, ont une teneur en matière sèche intermédiaire entre ce groupe et celui des Betteraves à sucre. Elles sont plus ou moins enterrées, ont un bouquet foliaire bien développé mais, surtout, leur production de matière sèche est supérieure de 10 à 25 p. 100 à celle des Betteraves fourragères classiques. Leur introduction en France a donc constitué un progrès remarquable. Les plus riches doivent être réservées à l'alimentation des porcs.

L'étape suivante, à partir de 1961, a été la création des variétés polyploïdes, tétraploïdes ou triploïdes, variétés réalisées suivant les mêmes procédés que pour les Betteraves à sucre. Leur teneur en matière sèche est très variable.

Enfin, en 1968, les deux premières variétés monogermes génétiques de Betterave fourragère ont été admises à être commercialisées en France. Une de ces variétés possède un potentiel de production équivalent à *Rod Otofte* mais une certaine tendance à la montée à graines et une mauvaise faculté germinative.

Comme dans le cas de la Betterave à sucre, il ne fait pas de doute que l'on disposera sous peu de variétés monogermes aussi productives que les meilleures variétés multigermes.

Cependant, toutes les variétés existant actuellement, y compris les variétés monogermes, demeurent des populations extrêmement hétérogènes présentant une variabilité individuelle considérable pour les caractères mesurables en raison de l'allogamie de l'espèce. Elles ne s'identifient que par la couleur et la forme des racines et leur teneur moyenne en matière sèche et encore cette teneur est-elle aussi très fluctuante. Une part de cette variabilité est certainement due aux conditions du milieu mais on ne peut l'estimer actuellement en l'absence de lignées homozygotes ou d'hybrides F_1 . FRANDSEN (1958) cite les coefficients de variation individuelle moyens, sur 4 variétés, de 46,9 pour le poids des racines, 9,6 pour le pourcentage de matière sèche, 44,2 pour le poids de matière sèche par racine et 44,3 pour le poids des collets, ce qui représente une variation considérable.

3. Les objectifs de sélection

Les objectifs de sélection de la Betterave fourragère à la Station d'Amélioration des Plantes de Rennes ont été définis en vue d'obtenir des variétés monogermes, riches en matière sèche, plus productives et adaptées aux conditions nouvelles de la culture mécanique.

a) La monogermie.

On peut prévoir qu'à plus ou moins longue échéance la totalité des superficies ensemencées le seront en graines monogermes. C'est une condition essentielle de la mécanisation des travaux de printemps. Enfin les graines monogermes génétiques ont une telle supériorité au point de vue degré de monogermie et faculté germinative sur les monogermes techniques apparues récemment sur le marché, qu'elles les remplaceront peu à peu comme cela a été le cas pour la Betterave à sucre aux États-Unis. La recherche de variétés multigermes ne présente donc plus qu'un intérêt limité.

b) L'augmentation des rendements en matière sèche.

Malgré leur hétérogénéité les variétés actuelles ont un potentiel de production qui peut, en bonnes conditions, dépasser 14 000 UF par hectare (DELURE, 1967). Comme pour d'autres plantes allogames ce plafond pourra sans doute être largement dépassé par l'exploitation de la vigueur hybride entre lignées complémentaires et par l'utilisation de la stérilité mâle.

Les hybrides F_1 homogènes et riches en matière sèche, sont mieux adaptés que les variétés classiques à la récolte mécanique en raison de l'uniformité de l'enterrage, de la forme des collets et du développement du bouquet foliaire. (Le matériel de récolte existant actuellement ne fonctionne bien que sur des variétés assez enterrées dont la teneur en matière sèche est supérieure à 12 ou 13 p. 100).

c) La régularisation des rendements.

Bien que les variétés cultivées aient un rendement relativement régulier, deux facteurs au moins peuvent contribuer à augmenter cette régularité.

La sélection de variétés résistantes aux maladies.

La maladie qui affecte le plus fréquemment et le plus gravement la Betterave fourragère est certainement la Jaunisse qui peut, dans certaines conditions, réduire le rendement de 50 p. 100. L'importance de la maladie est très variable suivant la date de semis, le microclimat favorable ou non aux pucerons, la proximité d'autres cultures et les virus en cause. Le meilleur moyen d'en limiter les effets est de rechercher des variétés tolérantes.

Les autres maladies (Cercosporiose, Mildiou) ou parasites (Nématodes) sont moins graves bien que des dégâts importants puissent être causés localement.

La résistance à la montée à graines.

La tendance à pratiquer des semis hâtifs conduit nécessairement à employer des variétés de plus en plus résistantes à la montée à graines en première année. La diminution de rendement est d'autant plus importante que les montées se produisent tôt, les premières plantes qui montent, fréquemment fibreuses et dures, ayant un rendement très inférieur à celui des plantes normales (NELSON et DEMING, 1952). Il est possible par le test des lignées en semis très précoce d'obtenir des variétés pratiquement indemnes de toute montée. Ce test est plus facile sur les lignées que sur les populations en raison des besoins identiques de vernalisation des plantes d'une lignée.

d) La modification du niveau de ploïdie.

L'élévation du niveau de ploïdie chez la Betterave s'accompagne de phénomènes qui sont mieux connus du point de vue morphologique que du point de vue physiologique. Ainsi les relations entre polyploïdie et hétérosis ou polyplôidie et rendement sont encore assez obscures et il est difficile par exemple de séparer la part qui revient à l'hétérosis et celle qui revient à la polyplôidie dans le succès des variétés polyploïdes. Ces problèmes ne pourraient être étudiés qu'à partir de croisements entre lignées diploïdes et tétraploïdes. On peut néanmoins penser que les hybrides $3n$ et $4n$ offriraient de grandes possibilités d'utilisation du phénomène d'hétérosis (OLDEMEYER et SMITH, 1965).

II. — LA MONOGERMIE

Le glomérule de Betterave constitue une inflorescence réduite, une cyme comportant un nombre variable de 2 à 8 fruits, des pyxides, réunis par le périanthe et contenant chacun une graine à un seul ovule. Sur une plante dite monogermie tous les glomérules n'ont qu'un fruit et il serait donc plus exact d'utiliser le terme monocarpe pour désigner une telle plante (proposition de O. HEINISCH). Cependant, ce terme de monocarpe désigne, en botanique, une plante qui ne fleurit qu'une fois dans son existence.

La très grande majorité des publications concernant la monogermie se rapporte à la Betterave à sucre. Les résultats dont elles font état sont applicables cependant à la Betterave fourragère.

1. Les différentes origines monogermes

Les premières recherches de plantes monogermes ont débuté en 1930 en U. R. S. S. Elles ont abouti après examen de plus de 22 millions de porte-graines à la découverte de 109 plantes compor-

tant un nombre variable de glomérules monogermes, bigermes et même trigermes (BORDONOS, 1960). Ces plantes, généralement tardives, ont été améliorées par croisement et sélection mais présentent encore cependant un taux variable de monogermie (KNAPP, 1967). Des prospections et des travaux analogues ont été faits en Pologne (FILUTOWICZ, 1959), en Allemagne de l'Est (RÖSTEL, 1964) et en Grande-Bretagne (CAMPBELL, 1966) etc.

En 1967, au cours de prospections dans les champs de porte-graines de Betterave fourragère en Anjou, nous n'avons trouvé aucune plante totalement monogermes après examen de 17 000 porte-graines. Par contre, nous avons constaté dans certaines origines de *Jaune de Vauriac* et de *Géante blanche*, une fréquence élevée (de l'ordre de 2 à 3 p. 1 000) de plantes à glomérules uniquement monogermes et bigermes.

Des plantes analogues ont été décrites en 1946 par BREWBAKER, WOOD et BUSH.

C'est en 1948 que V. F. SAVITSKY, un collègue de BORDONOS, après plusieurs prospections infructueuses découvrit pour la première fois deux plantes entièrement monogermes, en Orégon (U. S. A.) dans un champ de deux hectares contenant approximativement 300 000 plantes.

Ces deux plantes étaient très tardives (elles étaient seulement en floraison alors que le reste du champ était mûr), autofertiles et s'étaient autofécondées vraisemblablement pendant 5 à 7 générations. Elles avaient la caractéristique de présenter à la base d'une bractée un fruit monogermes ou une branche latérale mais pas les deux à la fois, caractéristique qui n'avait pas encore été décrite dans le genre *Beta*. Les deux plantes ont donné naissance aux deux lignées *SLC 101* et *SLC 107* qui seraient à l'origine de la totalité des variétés monogermes cultivées en Amérique et en Europe Occidentale.

Une autre origine monogermes a été découverte par KRUSE (1964) dans la descendance des glomérules monogermes qui existent toujours aux extrémités des axes floraux des plantes multigermes.

2. Étude génétique de la monogermie

Le caractère monogermes *m* est un facteur récessif simple mais la dominance du caractère multigermes *M* n'est pas complète (tabl. 1).

TABLEAU I
Croisements de lignées monogermes et multigermes
(d'après V. F. SAVITSKY, 1952 a)

	Nombre de fleurs par glomérules					Nbre de fleurs pour 100 glomérules
	1	2	3	4	5	
<i>SLC 101 mm</i>	100					100
<i>SLC 107 mm</i>	100					100
<i>SLC 92</i> multigermes	3	55	28	13	1	254
<i>SLC 92</i> × <i>SLC 101</i>	6	81	13			207
<i>SLC 92</i> × <i>SLC 107</i>	65	19	1			106
Clone 4 bigermes	7	93				193
Clone 4 × <i>SLC 107</i>	51	49				149

Une série de F_2 cultivée en champ et en serre par V. F. SAVITSKY (1952 a) a montré que le pourcentage de plantes entièrement monogermes, après vernalisation de toutes les plantes, est voisin de 25 p. 100. Des résultats analogues ont été obtenus dans des croisements avec Betterave fourragère, Betterave potagère et Cardes. Cependant certaines plantes monogermes de la F_2 présentaient des bigermes à la base des axes principaux et latéraux. Ces bigermes sont provoqués par la présence de

modificateurs de *m* et les plantes qui en portent étaient en proportion très variable suivant les croisements et le milieu où elles se développaient. La fréquence de ces bigermes ne dépassait pas 5 p. 100 dans les croisements étudiés.

Plus tard V. F. SAVITSKY (1954) a distingué la présence de 4 allèles de multigermie :

m m : lignée monogermie, très rarement bigermie.

M₁M₁ : lignée ayant 1 ou 2 fleurs par glomérule.

M_{Br}M_{Br} : lignée bigermie.

MM : cas le plus commun avec en moyenne 3 fleurs par glomérule.

M₂M₂ : lignée à grand nombre de fleurs par glomérule (cas de certaines Betteraves fourragères).

Il existerait aussi des gènes modificateurs de ces allèles. M. KNAPP (1962, 1967) confirme le caractère monogénique de l'origine américaine mais pense que la monogermie des origines allemande, russe et polonaise serait conditionnée, soit par des allèles *m* qui conduiraient à des degrés de monogermie plus ou moins élevés, soit, pour chacune de ces origines, par plusieurs gènes récessifs indépendants. Les degrés de monogermie étaient estimés à partir d'une échelle variant de 1 à 12.

Récemment même, BANDLOW (1967) a abouti à la conclusion que, dans son matériel, la monogermie est un caractère triplement récessif. Cependant cet auteur adoptant une définition moins rigoureuse que SAVITSKY de la monogermie a été amené à considérer comme monogermes des plantes ayant plus de 90 p. 100 de fruits monogermes. On peut penser que ces études sur la monogermie seraient facilitées si l'on utilisait dans les croisements des lignées homozygotes et des lignées entièrement monogermes et non des origines hétérogènes et mal définies au point de vue génétique et au point de vue monogermie comme celles dont a disposé KNAPP.

Dans ces conditions, ce sont les conclusions de SAVITSKY que l'on vérifie le plus souvent.

3. Utilisation des lignées monogermes

La lignée *SLC 101*, est trop tardive, de faible vigueur et à glomérules trop petits (4 à 8 g pour 1 000 glomérules) pour pouvoir être utilisée directement.

V. F. SAVITSKY (1952 b) a décrit les deux méthodes d'utilisation de cette lignée par croisement avec des variétés améliorées autofertiles ou autostériles soit par sélection de lignées monogermes en *F₂* ou *F₃* soit par incorporation du caractère monogermie par recroisement. L'application de cette dernière méthode à la conversion d'une variété commerciale multigermie en une variété monogermie a été décrite en détail par BREWBAKER, OLDEMEYER et BUSH (1960). Les ségrégations obtenues variaient de 4 à 9 multigermes pour 1 monogermie en ne comptant comme monogermes que les plantes totalement indemnes de bigermes. Des gènes modificateurs, différents de ceux rencontrés par SAVITSKY dans ses croisements, seraient à l'origine de ces déviations. Quoi qu'il en soit, le caractère monogermie peut être transféré par recroisement sans dommage pour le rendement en racines, sans caractères défavorables (sauf peut-être pour les fasciations qui sont fréquemment associées à la monogermie dans les lignées américaines) et même avec une certaine augmentation de la teneur en sucre. On suppose qu'un gène conditionnant la richesse en sucre serait lié à *m*. Une constatation analogue avait déjà été faite par RYSER et SAVITSKY (1952).

Enfin par croisement ou par recroisement on obtient rapidement une augmentation du poids de 1 000 glomérules qui a pu atteindre 34 g dans les croisements étudiés. En *F₂* une plante monogermie sur 200 environ présente des glomérules aussi gros que ceux de la variété multigermie (STEWART, 1952). Cependant une sélection pour de gros glomérules conduit à un nombre de glomérules par plante moins élevé, le poids de semences par plante étant peu modifié (DOXTATOR et HELMERICK, 1962).

Certaines lignées issues de *SLC 101* et qui s'étaient révélées mainteneur de stérilité ont été croisées avec des lignées mâle-stériles multigermes et il en est résulté en 1954 la première lignée monogermie mâle-stérile : *SLC 91 ms*, encore assez proche de *SLC 101*, c'est-à-dire tardive et assez fasciée (V. F. SAVITSKY, 1958 a). Les récentes lignées américaines monogermes mâle-stériles intro-

duites à Rennes n'ont pas ces inconvénients ; leur poids de 1 000 graines est compris entre 8 et 15 g.

Peu d'études de monogermie ont été faites sur la Betterave fourragère. Pour ROUSSEAU (1964) 5 à 6 croisements seraient nécessaires pour recouvrir la variété fourragère d'origine.

4. Monogermie et tétraploïdie

La tétraploïdie augmente le poids de 1 000 glomérules monogermes de 11,2 à 19,7 g pour la variété *SLC 15* (V. F. et H. SAVITSKY, 1965), de 13,2 à 17,8 g en moyenne sur un grand nombre de familles de Betterave à sucre (V. et M. DESPREZ, 1964). De même le poids des plantules tétraploïdes est plus élevé que celui des plantules diploïdes.

Cependant la tétraploïdie diminue fortement le taux moyen de germination : 68,7 p. 100 contre 85,7 p. 100 (KUZDOWICZ, 1967), 61 p. 100 contre 72 p. 100 (V. et M. DESPREZ, 1964). Elle diminue également la vitesse de germination à basse température et le nombre de glomérules par plante. La triploïdie affecte également la faculté germinative des graines monogermes vraisemblablement, ainsi que nous le verrons plus loin, en raison du pourcentage important de plantes aneuploïdes. Ces inconvénients sont cause que toutes les semences monogermes vendues aux États-Unis sont diploïdes, les variétés polyploïdes monogermes n'atteignant pas les normes de productivité en graines et de germination requises dans ce pays (OLDEMEYER et SMITH, 1965).

Cependant pour KUZDOWICZ il est possible d'obtenir par sélection des familles tétraploïdes monogermes ayant les mêmes qualités que les diploïdes.

5. Monogermie et germination

Dans le cas d'utilisation de semences monogermes il est particulièrement important de disposer de graines de très bonne faculté germinative, capables de germer aux basses températures du printemps. De telles variétés, résistantes par ailleurs à la montée à graines, permettraient de faire des semis précoces, d'allonger le cycle, donc d'augmenter le rendement final de la plante et de diminuer le pourcentage de manquants.

SMITH (1952), WOOD (1952), SCHLÖSSER (1958), SNYDER (1959) et SEDLMAYR (1960) ont montré que la vitesse de germination et l'aptitude à germer aux basses températures sont deux caractères héréditaires et qu'ils peuvent en conséquence être assez facilement améliorés par sélection massale. La vitesse de germination est contrôlée principalement par les tissus maternels du glomérule. Cependant l'embryon peut contenir un facteur héréditaire concernant l'énergie germinative (SNYDER, 1963).

Pour HOGABOAM et SNYDER (1964) les gros glomérules monogermes ont tendance à germer lentement ce qui constituerait donc un caractère défavorable.

Quoi qu'il en soit, il y a de grandes différences entre les dates de levée complète de lignées multi-germes semées tôt au printemps. Ainsi à Rennes, dans un semis du 5 mars d'une collection de lignées I_2 et I_3 les premières lignées ont levé en fin mars et les dernières, seulement au début de mai.

6. La polyembryonie

Certaines lignées monogermes ont une tendance à présenter un taux élevé (jusqu'à 30 p. 100) d'embryons jumeaux ce qui va évidemment à l'encontre du but recherché en sélectionnant les variétés monogermes.

La présence de deux embryons ou plus dans la cavité ovarienne est provoquée (V. et H. SAVITSKY, 1965) soit par le développement de 2 ovaires à un ovule, le développement de 2 ovules ou le développement d'un même ovule en deux sacs embryonnaires distincts. Ces deux embryons sont le plus souvent d'origine différente et ne sont que très rarement identiques génétiquement. Chez les monogermes les embryons jumeaux sont généralement produits par le développement de 2 ovules dans l'ovaire d'une fleur. Les grands glomérules en contiennent davantage que les petits.

Le déterminisme génétique de la polyembryonie n'est pas connu. On suppose, qu'outre son

origine génétique, ce caractère est très sensible aux conditions du milieu. Pour NEMAZI et NIELSON (1967) il est cependant possible de sélectionner des lignées qui n'ont pas d'embryons doubles en partant d'un matériel où ce caractère est le moins fréquent possible.

HOGABOAM (1961) a utilisé une technique de radiographie pour observer les embryons doubles.

III. — L'EXPLOITATION DE LA VIGUEUR HYBRIDE

La Betterave fourragère étant une plante allogame, c'est par l'exploitation de la vigueur hybride que l'on envisage d'augmenter les rendements. Cela suppose l'obtention de lignées mâle-stériles et mâle-fertiles et la recherche des meilleures combinaisons entre elles.

1. *Biologie florale et incompatibilité*

a) *Biologie florale.*

La Betterave est une plante diploïde ($2n = 18$), allogame. Les fleurs, parfaites, sont réparties sur une inflorescence composée d'épis et qui ne se forme généralement que la seconde année.

Les stigmates de la fleur n'étant bien développés que 24 à 48 heures après l'anthèse on en a conclu pendant longtemps que la fleur est protandre ce qui était une explication de l'autostérilité. En réalité la floraison d'une plante s'échelonne sur un mois et les stigmates sont fonctionnels de 6 jours avant à 12 jours après la floraison (ARTSCHWAGER et STARRETT, 1933). Le mode de pollinisation est anémophile, exceptionnellement entomophile (STEWART, 1946 ; ARCHIMOWITSCH, 1948). Par temps calme le pollen tombe assez lourdement et sa concentration diminue rapidement autour de la plante (STEWART et CAMPBELL, 1952). Par temps agité il en va tout autrement et on a trouvé du pollen fréquemment jusqu'à 750 m d'altitude (MEIER et ARTSCHWAGER, 1938). Horizontalement, il peut dans ces conditions être transporté très loin (le diamètre du grain de pollen varie de 18 à 22 μ).

Les chiffres cités pour un isolement suffisant des plantes par la distance sont très variables les deux extrêmes étant sans doute de 100 m (SUNDELIN, 1926) et de plus d'un kilomètre (J. de VIL-MORIN, 1923).

ARCHIMOWITSCH (1948) a établi que dans les conditions de l'Ukraine le pourcentage d'hybrides en petit isolement est en moyenne de 7,7 p. 100 à 40 m, 1,2 p. 100 à 100 m et 0,3 p. 100 à 200 m. Il en conclut que 200 m est une distance d'isolement suffisante. Une barrière de chanvre réduit dans les mêmes conditions le taux d'hybridation à 17,1 p. 100 pour 2 variétés distantes de 6 m, 5,4 p. 100 pour une distance de 10 m et 0,7 p. 100 pour une distance de 12 m. Entre plantations de porte-graines la distance recommandée est de 5 à 6 km. Enfin deux plantes isolées sous une toile pour croisement donnent en moyenne 94,5 p. 100 d'hybrides l'année suivante.

La germination du pollen débute environ 15 minutes après la chute sur les stigmates, un grand nombre de grains de pollen germant en même temps (ARTSCHWAGER et STARETT, 1933). L'autopollen germe normalement mais la croissance du tube pollinique devenant de plus en plus lente s'arrête bientôt, phénomène caractéristique de l'autoincompatibilité gamétophytique. Cette croissance ralentie peut durer 8 à 9 jours (H. SAVITSKY, 1944) alors que la fécondation de l'allopollen se produit en 6 à 24 heures. Dans certains cas d'autofécondation forcée, les tubes polliniques peuvent atteindre le sac embryonnaire mais l'avortement de l'embryon peut alors intervenir à des stades plus ou moins avancés, le stade extrême correspondant à un durcissement du péricarpe. Ceci explique les mauvaises facultés germinatives des lignées dans les premières générations d'autofécondation alors que les glomérules semblent normaux par ailleurs. Chez les plantes autofertiles l'autopollen germe aussi rapidement que l'allopollen (ZAJKOVSKAYA, 1934). L'examen du développement de l'embryon 12 jours après le début de floraison est une méthode de détermination précoce de l'autoincompatibilité (H. SAVITSKY, 1950). Les basses températures semblent favorables à la formation et à la maturation des graines (SNYDER et HOGABOAM, 1963).

b) *Le système d'incompatibilité.*

L'autoincompatibilité de la Betterave et la difficulté d'obtenir des graines en autofécondation ont été mises en évidence par BRIEM (1904), KAJANUS (1913), SHAW (1916) etc., pour ne citer que les plus anciens.

C'est OWEN (1942), qui se basant sur les travaux de LAWRENCE (1930) et EAST (1932), a le premier étudié la nature du système d'incompatibilité chez la Betterave. Il employait alors le terme d'auto-stérilité bien que les organes mâles et femelles demeurent parfaitement viables.

Le système d'autoincompatibilité, d'origine gamétophytique, est conditionné par des séries alléliques indépendantes S et Z dont les allèles homologues S_1 et Z_1 , S_2 et Z_2 etc., ont la même action. Il suffit qu'un seul facteur S ou Z soit différent dans le pollen et le stigmate pour que la fécondation se fasse. Ainsi une femelle $S_1S_1Z_1Z_2$ peut être fécondée par un pollen S_1Z_3 ou S_2Z_2 . Les allèles S_1 et Z_1 jouant le même rôle, une plante pollinisatrice $S_1S_1Z_1Z_2$ ne peut féconder une plante $S_1S_2Z_3Z_4$ (en raison de la présence des allèles S_1 et S_2 homologues respectivement de Z_1 et Z_2) alors que l'inverse est possible pour la totalité du pollen. Les résultats obtenus par OWEN concordent d'une manière très précise avec la théorie sauf dans quelques cas qui sont expliqués par la présence de gènes modificateurs des allèles d'autoincompatibilité.

Il existerait par contre un seul allèle d'autocompatibilité *Sf* quoiqu'il n'ait pu être rattaché à la série S d'une manière formelle. Cet allèle possède la propriété remarquable de transmettre cette autocompatibilité à toute sa descendance en conditions contrôlées, une plante autocompatible *SfSa* donnant deux catégories de descendants *SfSa* et *SfSf* toutes deux autocompatibles. OWEN cite un cas où cet allèle est apparu par mutation. Cependant sa fréquence est extrêmement faible. Un cas analogue d'incompatibilité gamétophytique à 2 loci a été mis en évidence chez le Seigle (LUNQUIST, 1957).

c) *Stérité et fertilité partielles.*

En étudiant la descendance de croisements plantes autocompatibles, plantes autoincompatibles, H. SAVITSKY (1954) constate qu'en réalité il existe des types intermédiaires de fertilité dans certaines descendance et qu'il peut en outre apparaître des plantes stériles dans la descendance de plantes fertiles. Nous avons vérifié aussi à plusieurs reprises l'apparition de plantes autostériles dans la génération I_2 issue de lignées I_1 entièrement autofertiles ce qui pourrait s'expliquer par la grande instabilité de l'allèle *Sf*. Dans de tels cas les plantes à fertilité partielle sont aussi très fréquentes. Leur descendance peut alors donner des plantes autostériles, autofertiles, ou partiellement autofertiles.

H. SAVITSKY (1954) pense expliquer ces phénomènes par la théorie dite du « type associé de fertilité » décrite en 1953 par SANDAL et JOHNSON sur *Melilotus officinalis* et reprise par TOWNSEND (1966) sur *Trifolium hybridum*. Cette théorie fait intervenir deux modificateurs des allèles de la série S, A, a et B, b qui provoquent une fertilité plus ou moins grande selon le nombre des allèles dominants. H. SAVITSKY a préconisé l'étude de ces types intermédiaires de stérilité, étude importante car ces cas sont beaucoup plus fréquents que les cas d'autocompatibilité complète provoqués par l'allèle *Sf*.

La sélection des lignées de fertilité partielle ne pourrait cependant, selon l'auteur, permettre d'obtenir une autocompatibilité constante et élevée.

D'autre part, chez différents Trèfles, également à système d'autocompatibilité gamétophytique, on a mis en évidence (ATWOOD, 1942 ; LEFFEL, 1963 ; DENWARD, 1963 ; COHEN et LEFFEL, 1964, etc.) une autocompatibilité partielle dite *pseudo-autocompatibilité* qui se comporte comme un caractère quantitatif fortement influencé par le milieu, la température en particulier. Il existe des différences significatives en ce qui concerne les clones I_0 pour la pseudo-compatibilité et la sélection de ces clones est recommandée comme phase initiale du travail d'amélioration de ces Trèfles, sélection qui serait facilitée par la réalisation d'un milieu climatique favorable. Il se peut qu'une pseudo-compatibilité analogue existe chez la Betterave.

Malgré les travaux d'OWEN et de H. SAVITSKY le mécanisme de l'incompatibilité chez cette plante ne semble pas encore complètement connu.

d) *Taux de fertilité en autofécondation.*

J. de VILMORIN (1923) obtient, à partir de 1917, jusqu'à 80 g de graines sur une plante autofécondée à l'aide d'un système d'isolement dit « Cage Vilmorin » qui est encore généralement utilisé. NILSSON, à la même époque, obtient 80 descendances I_1 à partir de 168 autofécondations et constate que certaines de ces descendances sont très homogènes.

Les études sur l'autofécondation débutèrent ensuite simultanément en U. R. S. S. (ARCHIMOWITSCH, 1931), aux U. S. A. et en Europe (STEWART et TINCEY, 1927 ; HALLQUIST, 1927 ; DOWN et LAVIS, 1930 ; STEWART, 1933, etc.). La plupart de ces auteurs constatent l'effet néfaste des hautes températures sur l'autofécondation. Actuellement encore les travaux de sélection se font aux États-Unis dans les régions d'altitude à été frais (OLDEMEYER et SMITH, 1965).

Dans ces conditions, PETERSON (1952) obtient des descendances I_1 à partir de 90 p. 100 environ des autofécondations faites sur plusieurs centaines de plants I_0 . Par contre, MAGASSY (1965) n'obtient des glomérules fertiles que sur 25 à 35 p. 100 des plantes autofécondées, alors que chez les tétraploïdes, sans doute en raison de la présence d'aneuploïdes, ces pourcentages étaient encore beaucoup moins élevés.

BREWBAKER (1934) compare les cages VILMORIN isolant une plante entière et différents sacs de papier qu'il ferme hermétiquement avec des tampons d'ouate pour empêcher l'entrée des insectes. Il a obtenu les résultats suivants (tabl. 2).

TABLEAU 2

*Nombre de glomérules obtenus en autofécondation
(d'après BREWBAKER, 1934)*

P. 100 de plantes I_0	0 gl.	Moins de 30 gl.	30 à 99 gl.	Plus de 100 gl
Cage	11,4	27,3	13,6	47,7
Sacs de papier	47,5	26,2	12,4	13,9

Le pourcentage de germination est bas (39 p. 100). BREWBAKER en conclut que l'aptitude à produire des graines en autofécondation forcée est héréditaire et que, par sélection, des lignées très autofertiles peuvent être obtenues.

Aux États-Unis, les autofécondations sont faites à l'aide de grands sacs à soufflet en papier blanc épais non sulfurisé. A Rennes, trois systèmes d'isolement ont été comparés en 1967 : les cages VILMORIN expérimentées aussi par BREWBAKER, les petites cages permettant l'autofécondation d'une branche latérale et les sacs en papier sulfurisé. Les cages étaient recouvertes de toile de coton fine. Avant l'autofécondation, la plante était traitée par une solution aphicide qui présentait l'avantage de faire éclater les grains de pollen étranger. Le sac en papier (tabl. 3) présente les plus mauvais résultats, sans doute en raison de la chaleur plus grande et de la condensation à l'intérieur du sac. Les deux autres modes d'isolement donnent pour chaque lignée un nombre de glomérules et de plantules très variable mais les résultats obtenus sont du même ordre que ceux de BREWBAKER et PETERSON. Dans les conditions étudiées, et avec un moyen d'isolement favorable, la Betterave fourragère donne assez fréquemment des graines en quantité suffisante (plus de 100 glomérules) dès la I_0 . Il faut bien insister sur la nécessité d'utiliser une toile de coton à fils suffisamment serrés pour éviter le passage du pollen étranger. La dimension des jours entre la chaîne et la trame peut facilement être vérifiée au binoculaire.

OWEN (1942) pensait que le degré d'autofertilité des lignées devait décroître avec le nombre de générations d'autofécondation car les lignées autofécondées moins vigoureuses, auraient une floraison

retardée qui se produirait alors en période moins favorable. Un tel comportement n'a pas été observé, la floraison des lignées se produisant normalement à Rennes à la période des jours les plus longs de l'année.

TABLEAU 3
Autofécondation de plantes I_0 et I_1 en 1967

Moyen d'isolement	Nombre autofécondations	Lignées récoltées	Lignées germées	P. 100 de descendance
Sacs en papier $\left\{ \begin{array}{l} I_0 \dots\dots \\ I_1 \dots\dots \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 362 \\ 191 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 131 \\ 115 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 93 \\ 83 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 25,7 \\ 43,5 \end{array} \right.$
Petites cages $\left\{ \begin{array}{l} I_0 \dots\dots \\ I_1 \dots\dots \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 165 \\ 151 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 128 \\ 146 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 99 \\ 127 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 60,0 \\ 84,1 \end{array} \right.$
Grandes cages $\left\{ \begin{array}{l} I_0 \dots\dots \\ I_1 \dots\dots \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 19 \\ 4 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 14 \\ 4 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 12 \\ 4 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 63,2 \\ 100,0 \end{array} \right.$

En fait, la production des graines en autofécondation tend à augmenter au cours des générations, après la très forte dépression de la I_1 qui ne comprend souvent que quelques porte-graines. Plusieurs auteurs (BREWBAKER, 1934 ; KOHLS et DOWN, 1934 ; OLSSON, 1936 ; BANDLOW, 1965 ; KLOEN, 1967), ont fait la même constatation et attribuent généralement cette augmentation de l'autofertilité à l'élimination progressive des plantes les moins fertiles. Ces conclusions sont néanmoins assez vagues et justifieraient une étude plus précise de l'autoincompatibilité chez la Betterave. Il semble qu'il y ait sélection progressive des allèles à faible degré d'incompatibilité (THOMPSON, 1968).

2. La stérilité mâle.

Les lignées pseudo-compatibles obtenues par autofécondation présentent un degré d'autogamie plus ou moins grand et certaines se croisent difficilement en fécondation libre (OWEN, MURPHY et RYSER, 1946). Dans ces conditions, l'obtention de lignées mâle-stériles est indispensable à l'exploitation de la vigueur hybride.

a) Le déterminisme de la stérilité mâle.

Deux théories expliquent actuellement le déterminisme de la stérilité mâle cytoplasmique de la Betterave : celle d'OWEN (1945) et celle de BLISS et GABELMAN (1965).

OWEN explique les cas observés de stérilité et de semi-stérilité mâle dans les variétés américaines *US 1* et *US 33* par la présence d'un cytoplasme de stérilité S, toutes les plantes ayant le cytoplasme normal N étant fertiles. Deux gènes récessifs, *xx* et *zz*, indépendants et d'action identique provoquent une stérilité complète en présence du cytoplasme S.

Une plante pollinisant une lignée mâle stérile donne une descendance F_1 qui peut être classée dans l'une des catégories suivantes :

- 1° $Sxxzz$: stérilité mâle complète, les anthères sont blanches et vides ;
- 2° $SxXzz$ ou $SxxzZ$: semi-stérilité du type I. Les anthères sont jaunes et généralement non déhiscentes. Si elles sont déhiscentes la plupart des grains de pollen adhèrent à l'anthère. Les grains de pollen sont petits (leur diamètre est de 14 à 16 μ au lieu de 18 à 22 μ), leur exine est bien formée mais ils ne peuvent généralement pas germer ;
- 3° $SxXzZ$, semi-stérilité du type II. Ce groupe constitue la transition entre la semi-stérilité du type I et les plantes mâle-fertiles normales dont il est parfois difficile de les distinguer. Il existe en

fait tous les intermédiaires entre les grains de pollen du type I et les grains de pollen normaux. Les anthères jaunes et plus ou moins renflées peuvent répandre peu ou beaucoup de pollen suivant les conditions de milieu.

Plus tard OWEN (1948) a classé les pollinisateurs en trois catégories :

- le type O dont toute la descendance F_1 est mâle stérile ;
- le type I : la plupart de la F_1 est mâle-stérile avec 5 à 30 p. 100 de plantes semi-stériles ;
- le type II : 50 p. 100 de la F_1 mâle-stérile, 25 p. 100 semi-stérile et le reste plus ou moins fertile.

C'est l'étude des croisements d'une lignée mâle-stérile avec 91 pollinisateurs choisis au hasard, croisements qui présentaient des degrés divers de stérilité et de semi-stérilité, qui a conduit à admettre l'existence des deux gènes X et Z au lieu d'un seul comme c'était le cas des types de stérilité connus en 1945.

Néanmoins, OWEN n'explique pas la présence des plantes complètement fertiles que l'on rencontre dans de nombreuses descendance F_1 issues de plantes mâle-stériles. En effet, un pollinisateur ayant les 4 allèles dominants ne pourrait donner qu'une F_1 semi-stérile qui ne deviendrait fertile qu'exceptionnellement, sous l'action du milieu.

La théorie d'OWEN a été confirmée par KNAPP (1955), KINOSHITA (1964) et KLOEN (1964). D'autres auteurs (OLDEMEYER, 1957 ; SAVITSKY, 1958) ont montré que des gènes mineurs, des cytoplasmes différents ou des interactions entre gènes et cytoplasmes peuvent influencer sur le taux de la stérilité en F_1 . Ils ont essayé de relier les génotypes de différents pollinisateurs à des caractères de coloration et de déhiscence des anthères afin de préciser les différents degrés de la semi-stérilité en F_1 ; Pour leur part, NIELSON et NEMAZI (1967) préconisent la sélection de types O dits parfaits, exempts de gènes mineurs défavorables et qui donnent des lignées mâle-stériles insensibles aux conditions du milieu. LABY (1967) a obtenu de telles lignées à Versailles à partir de types O appelés par lui types O universels.

Pour HOGABOAM (1957) la semi-stérilité est conditionnée par un seul allèle et les plantes SXx ont des anthères présentant tous les stades entre la fertilité et la stérilité complètes. Un allèle Sh a pour effet d'augmenter la capacité de productivité de pollen des plantes SXx qui semblent alors mâle-fertiles. Cet allèle n'a aucun effet sur les plantes mâle-stériles.

Enfin, BLISS et GABELMAN (1965) reprennent l'étude de base de la stérilité mâle avec des croisements entre lignées mâle-stériles de Betterave à sucre et lignées de Betterave potagère. Ils ont mis successivement en évidence le mode d'hérédité cytoplasmique de la stérilité et le déterminisme monogénique de la stérilité et de la fertilité mâle d'une part et de la fertilité partielle d'autre part. Utilisant la nomenclature d'OWEN mais avec un sens différent ils concluent que dans les plantes à cytoplasme S l'allèle dominant X rétablit la fertilité complète. Cet allèle X est épistatique sur l'allèle dominant Z qui provoque la fertilité partielle (tabl. 4). Les plantes à fertilité partielle ont des anthères

TABLEAU 4

Théories de la stérilité mâle chez la Betterave

OWEN (1945)		BLISS-GABELMAN (1965)	
$SXxzz$ ou $SxxZz$	semi-stérilité I	$SXxzz$ ou $SXxZz$	fertilité mâle
$SXxZz$	semi-stérilité II	$SxxZz$	semi-fertilité
$Sxxzz$	stérilité	$Sxxxz$	stérilité

jaunes et renflées qui souvent ne s'ouvrent pas ou s'ouvrent très tard. Les plantes mâle-stériles ont des anthères recroquevillées, brunes ou translucides.

La fertilité partielle, qui ne dépend donc plus d'un état hétérozygote serait un phénomène relativement stable. Enfin, cette théorie indique la présence d'un gène de restauration de la fertilité qui n'existait pas dans le matériel des auteurs précédents.

Pour SAVITSKY (1963) la stérilité mâle cytoplasmique serait contrôlée par un seul gène au niveau tétraploïde au lieu de deux au niveau diploïde.

b) *Troubles anatomiques et physiologiques provoquant la stérilité mâle.*

ARTSCHWAGER (1947) a décrit, dans le cas de la stérilité mâle cytoplasmique, la formation d'un pseudo-plasmode, résultant de la réunion du cytoplasme et des noyaux des cellules tapétales, dégénérant plus ou moins rapidement après s'être étendu dans les loges de l'anthere. Cette dégénérescence s'accompagne de la destruction progressive des microspores déjà libérés.

Dans le cas de la semi-stérilité cytoplasmique les cellules tapétales s'hypertrophient et dégèrent mais sans former de pseudo-plasmode.

La stérilité mâle est en relation avec des troubles de nutrition qui apparaissent au niveau du filet de l'étamine. Ces troubles perturbent la capacité de conduction du filet et provoquent une diminution de la teneur en lipides, la modification de la nature des acides aminés et une absence caractéristique de proline dans les cellules tapétales (ROHRBACH, 1965 a). Cette modification de la répartition des acides aminés a fait penser (JAIN, 1959) que les différentes étapes de la différenciation du gamétophyte sont contrôlées par des gènes agissant dans une chaîne continue de réactions. La stérilité mâle serait provoquée par le blocage de ces étapes du fait de l'inactivation d'un ou de plusieurs gènes aboutissant à la formation du pollen (KAMMACHER, 1966).

BANDLOW, (1964) pense, qu'en outre, la stérilité mâle provoque des perturbations au cours de la réduction chromatique dans le gynécée et que les ovules des plantes mâle-stériles sont moins fertiles que ceux des plantes normales.

c) *Influence du milieu sur l'expression de la stérilité mâle.*

OWEN (1945) a décrit la sensibilité au milieu des types de stérilité I et II qui peuvent se comporter tantôt comme fertiles, tantôt comme stériles. Il attribue en outre l'apparition de secteurs fertiles sur une plante mâle-stérile à une instabilité du cytoplasme.

Il est assez fréquent d'observer sur certaines lignées mâle-stériles l'apparition d'une semi-fertilité où d'une fertilité complète en fin de floraison. Cette réversion a été attribuée soit à l'action des jours courts et des basses températures qui provoqueraient l'accumulation de substances de fertilisation (STEIN, GABELMAN et STRUCKMEYER, 1959) soit aux variations de la photopériode et de la nutrition (ROHRBACH, 1965 b).

On a recherché récemment (CLEIJ, 1967 ; CORTESSI, 1967), d'une façon systématique, l'action des variations de photopériode et de température sur l'expression de la stérilité mâle. Cette action est particulièrement sensible sur les lignées qui ne sont pas des lignées mâle-stériles parfaites. Il importe de souligner que les bonnes lignées sont insensibles à ces variations ; confirmation en a été apportée par les observations effectuées par le groupe de travail Génétique de l'Institut international de Recherches betteravières en 1967 et 1968 sur diverses lignées dans différents pays européens.

d) *Transmission par greffe de la stérilité mâle.*

On dispose généralement de lignées type O que l'on cherche par la suite à rendre mâle-stériles. La greffe de ce type O sur des plantes mâle-stériles serait un procédé d'induction directe de la stérilité mâle chez les mainteneurs de stérilité. Ainsi CURTIS (1967) a pu rendre partiellement ou complètement mâle-stériles, 15 types O greffés sur des plantes mâle-stériles et cette stérilité a été transmise à la descendance dans onze cas. Par contre, l'auteur n'a jamais obtenu de plantes fertiles à partir de scions mâle-stériles greffés sur un type O. Ces travaux sont en relation, avec des résultats analogues obtenus par EDWARDSON et CORBETT (1961) et FRANKEL (1962) sur *Petunia* et suggéreraient que la stérilité mâle chez la Betterave est associée à l'infection par un virus.

Par contre, CLEIJ (1967) n'a pu transmettre la stérilité mâle à un mainteneur ni par greffe ni par variation de température ni par des pucerons ni en frottant les feuilles avec de la sève de plantes mâle-stériles. De même les essais de greffe de THEURER, HECKER et OTTLEY (1968) ont abouti à des résultats négatifs et ces auteurs ne croient pas que la greffe soit un moyen intéressant de convertir des types O en mâle-stériles. Ils font d'autre part remarquer que le virus de la stérilité mâle serait d'un genre particulier et différent par exemple du virus du *Curly-top* qui, lui, se transmet très facilement par greffe.

On peut rappeler qu'en 1963 FRANKEL n'avait pas exclu l'hypothèse que, par analogie aux travaux de JACOB, SCHAEFFER et WOLLMANN (1960) sur *Escherichia coli* les entités cytoplasmiques responsables de la stérilité mâle chez *Petunia* soient des épisomes, particules extrachromosomiques qui pourraient agir comme régulateurs de l'activité de certains gènes aboutissant ici à la formation du pollen (cité par KAMMACHER, 1966).

e) *Fréquence des plantes mâle-stériles.*

OWEN (1945) a trouvé qu'environ 2 p. 100 des plantes de la variété *US 1* et 6 p. 100 de la variété *US 22* sont mâle-stériles et c'est sur ces plantes qu'ont été entrepris les premiers travaux sur la stérilité mâle aux États-Unis.

KLOEN (1964) trouve 11 plantes mâle-stériles pour 90 000 porte-graines de Betterave fourragère et 32 pour 110 000 porte-graines de Betterave à sucre. L'étude de ces plantes mâle-stériles a montré qu'elles se comportaient conformément à l'hypothèse d'OWEN. De son côté, après avoir examiné 70 000 porte-graines sans résultat BANDLOW (1964) découvre 21 plantes mâle-stériles parmi 20 000 porte-graines de la variété *KN* (soit environ 1 pour mille).

Des prospections que nous avons faites en 1967 parmi les variétés françaises de Betterave fourragère, il ressort que les plantes mâle-stériles sont très fréquentes dans certaines origines (1 plante mâle-stérile pour 100 à 400 porte-graines) et plus rares dans d'autres. Nous avons trouvé au total 21 plantes mâle-stériles sur 14 000 porte-graines de 4 variétés (soit 1,5 p. 1 000). Il n'est cependant pas prouvé qu'il s'agit pour toutes d'une stérilité cytoplasmique.

f) *Utilisation des lignées mâle-stériles.*

Disposant généralement de lignées mâle-stériles de Betterave à sucre, le sélectionneur de Betterave fourragère est appelé à un certain moment à rechercher les mainteneurs de stérilité présents dans ses familles ou lignées.

Il semble que leur fréquence soit très variable. Aussi OWEN (1945, 1948) dénombre 27 racines type O sur 91 racines I_0 puis jusqu'à 50 p. 100 dans certaines variétés commerciales, PETERSON (1952) 56 sur 848 racines, FRANDSEN (1959) 80 à 90 p. 100 dans certaines descendance de Betterave fourragère, KNAPP (1955) 80 p. 100 des plantes de la variété *KE*, BANDLOW (1966) 14 sur 36 plantes, LABY *et al.* (1966) 15 à 25 p. 100 dans les variétés de Betterave fourragère, KOVALENKO (1966) respectivement 15,0 p. 100, 22,3 p. 100 et 40 p. 100 dans trois populations. KOVALENKO remarque que dans ces trois populations les gènes de restauration sont rares (1,7 p. 100 des cas) ou absents.

La conversion des lignées mainteneurs de stérilité en lignées mâle-stériles est une opération assez longue et qui ne se justifierait que sur les meilleures lignées, de vigueur suffisante, testées préalablement pour leurs caractères agronomiques et leur aptitude à la combinaison. Le plus souvent, la fréquence des mainteneurs de stérilité dans une collection de lignées serait suffisamment élevée pour que cela ne constitue pas un obstacle à l'obtention de lignées mâle-stériles de Betterave fourragère.

g) *Les autres cas de stérilité (stérilité génique et stérilité induite).*

OWEN (1952) a décrit une stérilité mâle uniquement génique dans la variété américaine *US 22-3*. Cette stérilité est provoquée par un gène récessif a_1 indépendant de x et z et a été trouvée également dans la betterave annuelle de MUNERATI. Un gène récessif analogue a_2 a été décrit par ELLERTON (1948).

On réalise à chaque génération un croisement de retour entre le récessif stérile aa et les plantes fertiles hétérozygotes Aa de façon à disposer de la moitié de plantes mâles-stériles. L'utilisation de

cette stérilité génique a été préconisée par OWEN pour réaliser l'hybride simple mâle-fertile nécessaire à la constitution d'un hybride double. Le tri à la floraison est possible, même sans gène marqueur, car il porte sur un très petit nombre de plantes. En effet, ainsi que nous le verrons, cet hybride simple mâle-fertile est nécessaire en quantité 10 à 20 fois moindre que l'hybride mâle-stérile. Il semble pourtant que cette stérilité génique soit peu appliquée aux États-Unis (MAC FARLANE et SKOYEN, 1965).

Dans ce cas de stérilité les cellules tapétales s'agrandissent beaucoup et se désintègrent en même temps que les microspores, mais sans éclater (ARTSCHWAGER, 1947).

WIT (1960), SKOYEN (1961) puis BRONCKERS et AMAND (1966) ont étudié les effets du 2,3-dichloroisobutyrate de sodium sur l'induction chimique de la stérilité mâle.

Ce gamétocide, appliqué convenablement, a provoqué un taux d'hybridation de 81,3 p. 100 contre 14,4 p. 100 pour le témoin (SKOYEN) mais en entraînant une diminution de la quantité et du pouvoir germinatif des glomérules. La vérification de ces résultats a été faite à Versailles avec les mêmes observations concernant la difficulté d'emploi à cause de l'échelonnement de la floraison et de la baisse du taux de germination.

3. Réaction à la consanguinité (caractères des lignées)

Peu d'études ont été faites sur les effets de l'*inbreeding* dans la différenciation des lignées et sur les caractères des lignées obtenues par autofécondation, sans doute en raison de la difficulté d'obtenir des graines en quantité suffisante.

a) Caractères morphologiques des lignées inbred.

J. de VILMORIN (1923) a obtenu à partir de 1918 à Verrières des I_1 d'effectif variable en utilisant les isoïers de toile qu'il avait construits. Il constate une diminution plus ou moins marquée de la vigueur, une réduction dans les dimensions de la plante et la production des graines et enfin l'isolement de lignées de formes caractéristiques. Il décrit ainsi dans *Géante rose* une lignée à très petites feuilles et à pétioles longs et dénudés, dans *Géante blanche* une lignée à feuillage fin et lancéolé, des lignées à collet multiple ou très développé, etc. L'autofécondation avait pour but de fixer les bons caractères, en particulier la richesse en sucre, en l'associant à une productivité élevée des racines. J. de VILMORIN semble avoir obtenu des lignées dans lesquelles il n'y avait pas incompatibilité entre ces deux caractères.

Ces premiers travaux sur l'autofécondation de la Betterave n'ont été poursuivis ni en France ni en Europe mais se sont beaucoup développés aux États-Unis, particulièrement après la Seconde Guerre mondiale.

Dès 1929 on disposait aux États-Unis de 200 lignées I_2 isolées par la distance et dites lignées *Tracy*. Si, sur certaines, l'uniformité des caractères de feuilles et de racines était plus grande que celle des variétés commerciales dont elles étaient issues, d'autres lignées étaient apparemment aussi variables.

Sur d'autres lignées I_2 , G. STEWART (1933) démontre statistiquement l'uniformisation de la largeur et de la longueur de la feuille et de la longueur du pétiole et décrit les nouvelles formes qu'il a obtenues : limbe gaufré ou plat, à bord ondulé, port érigé ou étalé du bouquet foliaire, inflorescence à longs axes floraux, à port buissonnant, glomérules de taille uniforme, très petits ou très gros, etc.

BANDLOW (1965) fait les mêmes observations sur des lignées I_3 et I_7 et constate une uniformisation de la forme des racines, qui devient caractéristique de chaque lignée. Au cours des générations d'autofécondation des différences apparaissent entre sous-lignées, différences faciles à reconnaître mais difficiles à décrire. En fait, pour OLDEMEYER et SMITH (1965) une homogénéité suffisante des lignées est obtenue à partir de la I_3 ou I_4 .

Les observations faites à Rennes tendent à montrer que des disjonctions se produisent fréquemment en I_1 . Certaines lignées (fig. 1) montrent en outre dès ce stade une très faible vigueur, alors que d'autres plantes en sont peu affectées. Les lignées ne deviennent homogènes qu'à la deuxième ou

troisième génération. Elles montrent alors des formes aussi différentes que celles décrites par les auteurs précédents et une grande variation dans l'époque de floraison et le développement de l'inflorescence (fig. 2 et 3).

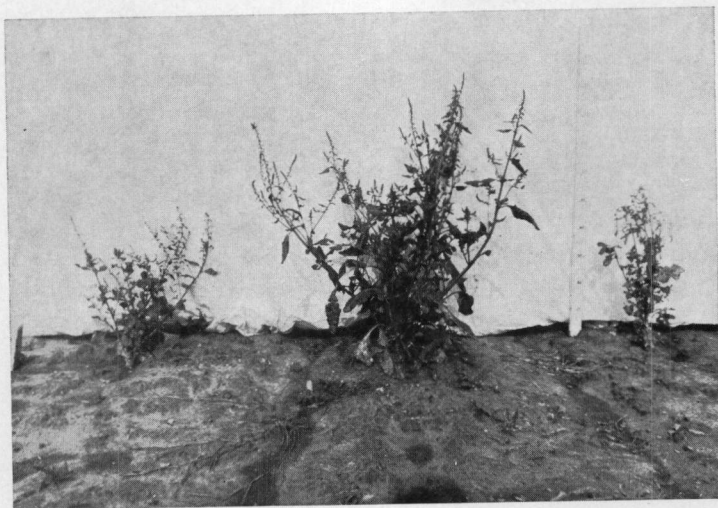


FIG. 1. — Disjonction d'une lignée en I_1

Des différenciations aussi marquées apparaissent dans les formes de racines non seulement entre variétés mais à l'intérieur d'une variété. Il est donné à titre d'exemple la variété *Blanche Ovoïde Courte* dont la teneur moyenne en matière sèche est de 11 à 12 p. 100 et dont ont été extraites les trois lignées I_3 représentées sur les figures 4, 5, 6 dont les teneurs en matière sèche sont respectivement 8,3, 14,9 et 15,1. Une de ces lignées est très proche des Betteraves à sucre. L'*inbreeding* fait en outre apparaître des caractères récessifs défavorables pouvant provoquer des formes fourchues et tourmentées (fig. 7).

Rappelons (KAJANUS, 1917 ; L. et I. KARSTEN, 1919) que les couleurs jaune et rouge sont dominantes sur blanc. La coloration rouge apparaît seulement si les gènes dominants des pigments rouge (R, r) et jaune (G, g) sont présents. Ceci a des conséquences assez imprévues. Ainsi l'autofécondation d'une betterave rouge peut donner des racines de coloration jaune, blanche et rouge, le croisement d'une lignée jaune et d'une lignée blanche possédant R, un hybride rouge, etc. En réalité, il y aurait deux séries alléliques aux loci R et G qui provoqueraient des différences d'intensité et de répartition des couleurs (KELLER, 1936 ; PEDERSEN, 1944). Les pigments de la Betterave ont été étudiés chimiquement par R. URBAN (1958).

b) Caractères physiologiques des lignées.

La vigueur des lignées évolue de façon très variable au cours des générations d'autofécondation. Nous avons vu que certaines lignées sont inutilisables dès la I_1 alors que d'autres sont apparemment aussi vigoureuses en I_3 que la population dont elles sont issues.

KOHL (1950) a constaté le peu de variation de la teneur en sucre au cours des générations d'autofécondation mais un abaissement de 13 à 60 p. 100 du rendement en racines de ses lignées.

BANDLOW (1965) compare les lignées I_3 et I_7 à une variété témoin (tabl. 5). On peut par contre y remarquer la diminution fréquente de la teneur en sucre et la grande vigueur de certaines lignées I_3 ou I_7 . BANDLOW a en outre montré que certaines lignées ne diminuent pratiquement plus de vigueur à partir de la I_3 alors que d'autres continuent à s'affaiblir.

Ces travaux montrent donc la possibilité d'obtention de lignées vigoureuses et bonnes productrices de graines ainsi que l'avait déjà préconisé STEWART, LAVIS et COONS (1940).



FIG. 2. — *Lignées I₂ précoces* (clichés du 18 juin 1968)

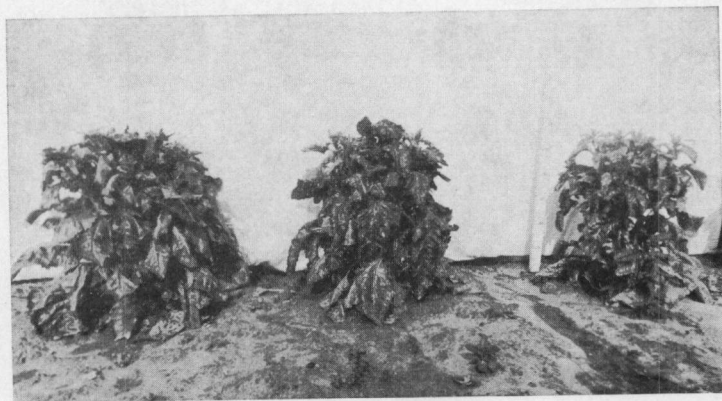
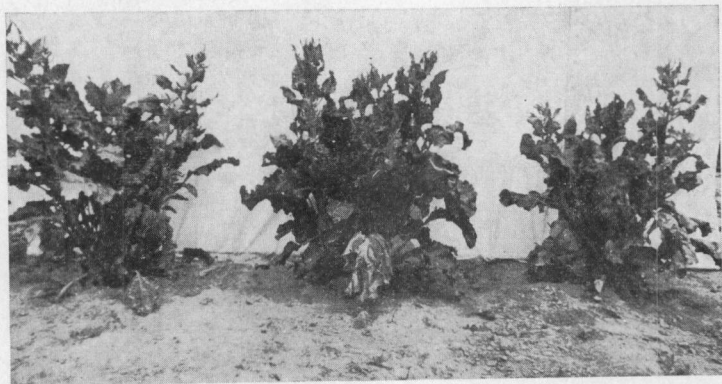
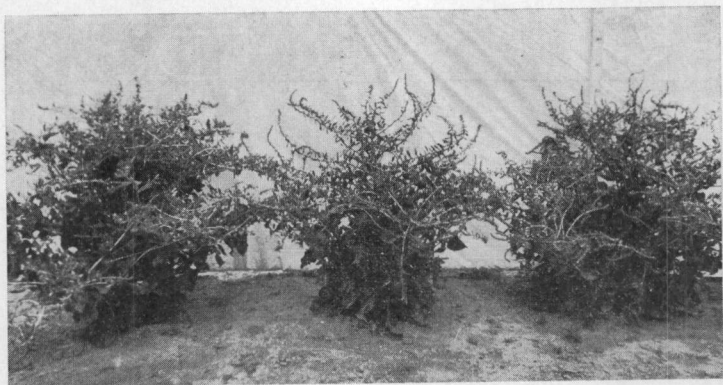


FIG. 3. — *Lignées I₂ tardives* (clichés du 6 juillet 1968)

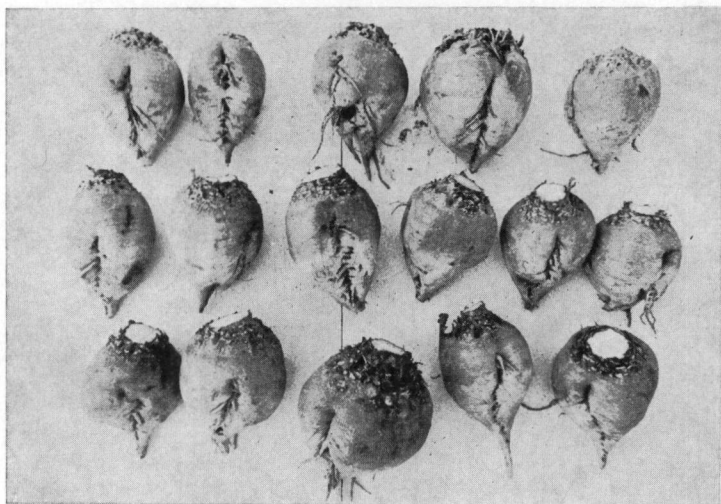


FIG. 4. — *Lignée I₃* Blanche ovoïde courte 8,3 p. 100 de matière sèche

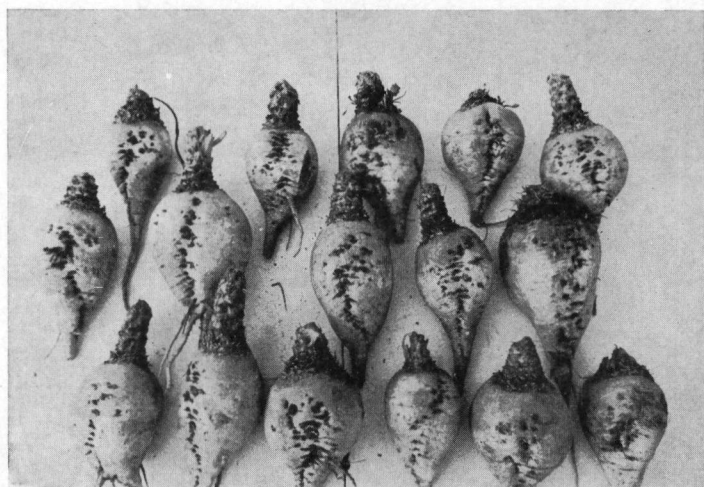


FIG. 5. — *Lignée I₃* Blanche ovoïde courte 14,9 p. 100 de matière sèche

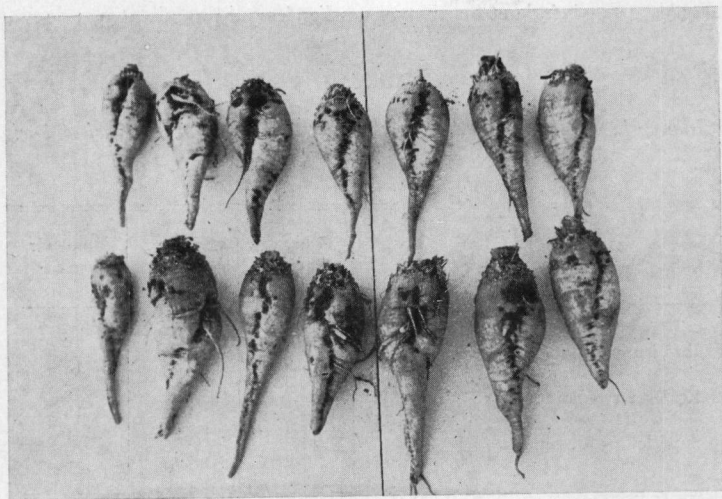


FIG. 6. — *Lignée I₃* Blanche ovoïde courte 15,1 p. 100 de matière sèche

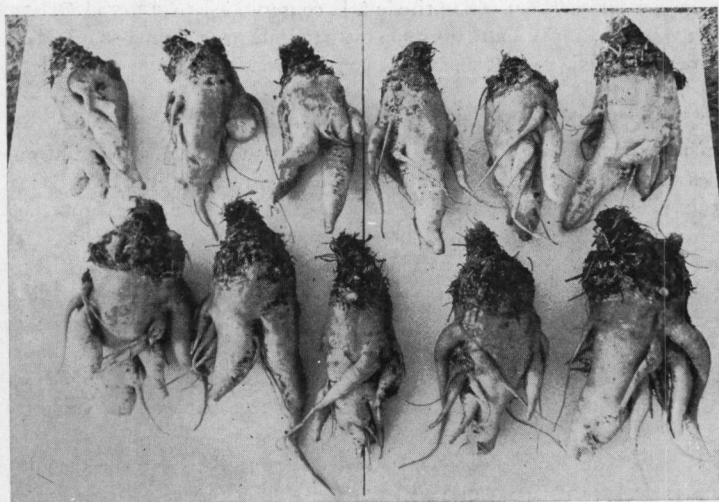


FIG. 7. — *Lignée I₂* Reine des vertes 6,3 p. 100 de matière sèche

La fertilité des plantes autofécondées tend à croître, comme nous l'avons vu, au cours des générations par une augmentation du nombre des plantes donnant des glomérules, du poids des glomérules par plante et par une amélioration de la faculté germinative (BANDLOW, 1965). Cependant, cette tendance n'est pas générale et on observe des lignées qui produisent peu de graines pendant

TABLEAU 5

Comparaison de la vigueur de 10 lignées I_3 et de 32 lignées I_7 à leur variété d'origine (d'après BANDLOW, 1965)

	Poids des racines	Sucre (%)	Sucre par hectare
Inférieures au témoin { I_3	5	7	6
I_7	9	19	15
Égales au témoin { I_3	3	2	3
I_7	21	10	15
Supérieures au témoin { I_3	2	1	1
I_7	2	3	2

longtemps ou dont la production de graines est très variable suivant l'année. C'est ce que l'on constate en autofécondation forcée. En fécondation libre, dans un isolement, la fertilité d'une lignée est rétablie immédiatement et complètement et la production de graines ne dépend plus que de la vigueur de la lignée.

Outre son rendement en racines et sa teneur en sucre, chaque lignée a ses caractéristiques chimiques et physiologiques propres telles que teneur en sodium, calcium, potassium, etc. (RYSER *et al.*, 1959). Elle possède un taux de respiration des racines et une résistance aux agents de la pourriture au stockage qui caractérisent son aptitude à la conservation (NELSON et OLDEMEYER, 1952 ; NELSON, 1954 ; GASKILL, 1954). Cette aptitude est particulièrement intéressante dans le cas de la Betterave fourragère car elle permet une bonne conservation en silo.

c) Mode d'obtention des lignées.

La recherche de lignées homozygotes est encore peu répandue en Europe. En Grande-Bretagne, en vue d'études sur la jaunisse (CAMPBELL et RUSSELL, 1963-1964), et aux Pays-Bas (KLOEN, 1967) on pratique assez généralement une année d'autofécondation puis ensuite des croisements frère-sœur dans les descendance I_1 ce qui a permis d'obtenir des familles plus homogènes.

A Rennes nous avons recherché les meilleurs procédés d'obtention de lignées de Betterave fourragère analogues aux lignées de Betterave sucrière sélectionnées aux États-Unis.

Au départ, les populations I_0 sont semées très tôt au printemps en vue de ne retenir que les racines ne montant pas à graines.

Les I_1 et les I_2 sont obtenues par génération annuelle à partir de semis faits en châssis à la fin septembre. Les quantités de graines obtenues sont en effet trop faibles pour permettre un semis en plein champ au printemps.

Ce sont les lignées I_3 qui sont testées pour la montée à graines dans les mêmes conditions que les I_0 . En moyenne, plus de la moitié des lignées I_2 et I_3 sont éliminées en raison de leur faible vigueur. Après l'examen des racines, il ne subsiste qu'un petit nombre de lignées I_3 de valeur agronomique suffisante pour être retenues pour les tests de valeur en combinaison.

L'intérêt du sélectionneur est donc de disposer de populations I_0 aussi différentes que possible et de procéder à un grand nombre d'autofécondations.

4. Hétérosis

a) Les croisements de lignées.

J. de VILMORIN (1923) s'inspirant des travaux de SHULL (1911) sur le Maïs dit avoir croisé à partir de 1919 des lignées choisies de Betterave à sucre et avoir utilisé les hybrides sur une échelle commerciale. « Pour remédier à la diminution de vigueur nous faisons grainer ensemble deux lignées bien fixées et présentant des caractères communs et nous bénéficions ainsi de la vigueur plus grande de l'hybride par rapport à ses parents. »

Cependant, c'est aux États-Unis qu'ont été faites les premières études précises sur l'hétérosis chez la Betterave à sucre à partir de croisements entre lignées obtenues par autofécondation. Les hybrides sont identifiés soit en utilisant la couleur rouge de l'hypocotyle comme gène marqueur soit par la vigueur des plantules et la forme des feuilles. A partir de 1950 on a utilisé dans les croisements les premières lignées mâle-stériles obtenues.

Les meilleures combinaisons provoquent des augmentations de rendement en sucre par hectare de 2 à 23 p. 100 (STEWART, GASKILL et COONS, 1940) ou de 12 à 18 p. 100 (MAC FARLANE, OWEN et MURPHY, 1961) par rapport au témoin. Cependant, pour d'autres auteurs ayant fait des études analogues (KOHL, 1950 ; BENC, 1963) peu d'hybrides sont supérieurs au témoin.

BANDLOW (1965) montre que sur 34 hybrides F_1 faits à partir de lignées I_3 , 8 sont supérieurs au témoin pour le poids des racines, 1 pour la teneur en sucre et 6 pour le rendement en sucre. Il ne semble pas pourtant que de tels hybrides aient été commercialisés.

De ces études il résulte que la teneur en sucre de l'hybride est généralement proche de la moyenne de ses parents et que l'augmentation de la productivité résulte surtout de l'augmentation du poids des racines.

Étudiant 90 hybrides F_1 issus de croisement de lignées I_3 et I_4 par des lignées mâle-stériles, OLDEMEYER et RUSH (1960) montrent qu'en réalité il peut exister de l'hétérosis à la fois pour le rendement en poids et la teneur en sucre. Ainsi 16 des 90 hybrides avaient une teneur en sucre significativement supérieure à la moyenne de leurs parents et 18 une teneur en sucre cette fois significativement supérieure au parent le plus élevé. Trois hybrides présentant de l'hétérosis pour les deux caractères étaient supérieurs au témoin.

Cependant, les lignées étudiées par ces deux auteurs avaient à la fois une faible teneur en sucre et présentaient peu de variation pour ce caractère. La gamme très étendue en teneur de matière sèche et en poids des racines des lignées de Betterave fourragère permettrait sans doute d'étudier dans de meilleures conditions le mode de transmission de ces deux caractères.

Pour KOHLS comme pour OLDEMEYER et RUSH la vigueur des lignées aurait peu de relation avec la valeur des hybrides qu'elles donnent et ils insistent sur l'intérêt des tests d'aptitude à la combinaison.

Enfin, au lieu d'autoféconder au hasard les plantes dans les variétés, HELMERICK, FINKNER et DOXTATOR (1963) préconisent de déterminer par des croisements préalables les variétés qui possèdent une fréquence élevée de gènes favorables et qui montrent l'effet d'hétérosis le plus grand. La probabilité de trouver de bonnes lignées *inbred* sera plus grande dans ces variétés. Les deux variétés qui montrent l'aptitude la plus grande à la combinaison pour les facteurs du rendement seraient sélectionnées par une méthode de sélection réciproque récurrente.

Il n'existe à ce sujet que peu d'indications sur l'effet d'hétérosis obtenu en croisant les deux groupes génétiques bien différents que sont la Betterave fourragère et la Betterave à sucre. Généralement les hybrides ont un taux de matière sèche égal à la moyenne des parents ou se rapprochant plus ou moins de la teneur de la Betterave à sucre (SAVITSKY, 1934 ; BOUGY, 1936 ; SCHNEIDER, 1939 ; BANDLOW, 1955).

Le rendement en matière sèche pourrait être accru de 14 p. 100 dans de tels croisements (PINCUK, 1963). De telles augmentations n'ont pas été constatées à Versailles mais les recherches se poursuivent dans cette direction en utilisant de nouvelles variétés.

b) *Les tests d'aptitude à la combinaison.*

Une lignée mâle-stérile ne constitue pas un testeur de base suffisamment large et l'utilisation de plusieurs lignées mâle-stériles devient vite impossible pour juger un grand nombre de lignées.

Les travaux de DEMING (1942) et de OLDEMEYER (1954) ont montré que l'on pouvait utiliser sans inconvénient la Betterave potagère comme testeur, la couleur rouge des feuilles permettant de reconnaître facilement les hybrides F_1 au démariage. On peut ainsi croiser dans un seul isolement (*top-cross*), un nombre important de lignées avec ce testeur.

Les lignées alors retenues montrent souvent de l'hétérosis pour la teneur en sucre dans les croisements diallèles (PETERSON et DICKENSON, 1958).

Ce testeur est encore fréquemment utilisé dans certaines grandes compagnies sucrières américaines (OLDEMEYER et SMITH, 1965). On ne conserve que les lignées dont le rendement en sucre en *top-cross* dépasse de 15 p. 100 au moins celui de la variété témoin ce qui amène à sélectionner moins de 5 p. 100 des 250 à 500 lignées testées chaque année. Les lignées retenues sont testées ultérieurement dans des croisements simples en croisant deux à deux des lignées différentes par la couleur de l'hypocotyle.

c) *Recherches récentes.*

Il est important pour éviter une sélection au hasard et pour concentrer les efforts sur les meilleures origines de disposer de méthodes d'identification rapide des meilleures lignées sélectionnées dans les populations allogames. Il a semblé intéressant de faire le point sur les recherches récentes dans la sélection du Maïs concernant cette question de l'identification des bonnes lignées, en vue de leur application à la sélection de la Betterave.

On a ainsi recommandé récemment d'utiliser comme testeur dans les *top-cross* non pas une variété ou un hybride productif mais une population de bas niveau de rendement, la raison principale étant que les gènes dominants du testeur tendent à masquer les récessifs défavorables des lignées que l'on va croiser avec lui (RAWLINGS et THOMPSON, 1962 ; ALLISON et CURNOW, 1966 ; SHARMA, TANDON et BATRA, 1967).

L'idée est venue par la suite que l'évaluation propre et le rendement des lignées I_1 en soi pouvait être un procédé supérieur à celui des *Top-cross* pour estimer leur valeur hybride. Les lignées I_1 vigoureuses et productives portent en effet un pourcentage élevé de gènes dominants et tendent à produire les meilleurs hybrides (GENTER et ALEXANDER, 1966). On pratiquera donc, outre la sélection visuelle, une sélection pour le rendement entre les lignées des premières générations (KOBLE, 1965 ; TEICH, 1966 ; LONNQUIST et CASTRO, 1967). Cependant si les lignées à rendement le plus élevé sont celles qui tendent à produire les meilleurs hybrides, toutes les lignées I_1 vigoureuses ne donnent pas forcément de bons hybrides.

Dans le cas de la Betterave, DOXTATOR et SKUDERNA (1946) avaient déjà montré que lorsque les lignées parentales sont productives le rendement des hybrides qu'elles donnent est le plus souvent élevé aussi.

FINKNER, REDABAUGH et DOXTATOR (1966) croisent des lignées I_1 et des familles tétraploïdes avec 8 lignées mâle-stériles puis l'ensemble de ce matériel avec un testeur qui était la Betterave potagère rouge. Les croisements avec les lignées mâle-stériles avaient pour but d'évaluer de façon précise l'aptitude générale à la combinaison.

Ces auteurs en concluent que :

— l'aptitude générale à la combinaison peut être aussi bien déterminée en évaluant simplement la productivité, le rendement en racines et la teneur en sucre des lignées qu'en utilisant comme testeur une Betterave potagère ;

— les meilleures corrélations avec l'aptitude générale à la combinaison calculée ont été obtenues avec des lignées I_1 donc un matériel fortement *inbred* et un matériel diploïde plutôt que tétraploïde.

Ces résultats qui demanderaient à être vérifiés plus largement tendraient à montrer l'intérêt du test de productivité des lignées à un stade plus avancé que les lignées de Maïs.

Les lignées vigoureuses et productives permettraient non seulement d'obtenir de meilleurs

hybrides mais d'envisager la production d'hybrides simples commerciaux au lieu d'hybrides trois-voies ou d'hybrides doubles.

Une question reste posée à savoir si ces bonnes lignées ne sont pas elles-mêmes plus fréquentes dans la descendance des populations de Betterave fourragère ayant déjà un niveau de production élevé, telles les variétés danoises. Il semble logique de le penser et les nouvelles lignées sont issues de plus en plus souvent de ces variétés.

5. Les systèmes de sélection

Depuis les différentes variantes de la méthode de sélection massale, les croisements intervariétaux et la création de variétés synthétiques, les méthodes d'amélioration de la Betterave évoluent vers un contrôle total de la pollinisation. Ce contrôle a déjà abouti pour la Betterave à sucre à la création d'hybrides à partir de lignées *inbred*. Il en sera sans doute ainsi prochainement pour la Betterave fourragère.

a) Les méthodes de sélection massale.

En dépit de son existence relativement brève comme plante cultivée, les méthodes de sélection massale appliquées à la Betterave fourragère ont permis de créer des variétés morphologiquement et physiologiquement très différentes. Elles ont permis aussi une amélioration progressive de la teneur en matière sèche et de la résistance à certaines maladies (cas des variétés américaines *US 1*, *US 22*, *US 75*, etc. résistantes au *Curly-top* par exemple), mais leur action demeure plus douteuse en ce qui concerne l'augmentation de la production de matière sèche par hectare, caractère complexe et de faible héritabilité.

Les effets de la sélection massale ont été étudiés systématiquement par JOSEFSSON (1963) sur plusieurs caractères de racine de la Betterave fourragère. Ainsi une sélection pour une basse et une haute teneur en matière sèche à partir d'une variété à teneur moyenne de 13 p. 100 a abouti en onze générations seulement à des familles à 10 p. 100 et 19,5 p. 100 de matière sèche, le rendement global ayant peu évolué. Il en est résulté des modifications importantes de la forme, du poids et de l'enterrage des racines. Des résultats analogues ont été obtenus par une sélection pour des racines courtes et des racines longues.

Appliquant les études statistiques à la méthode de sélection massale, POWERS (1957 et 1958) a proposé une méthode de calcul pour identifier dans les queues de populations les individus génétiquement supérieurs pour le poids des racines et pour la teneur en sucre et pour prédire le gain que l'on peut en attendre. Le sélectionneur pourrait ainsi disposer d'un matériel amélioré pour appliquer d'autres méthodes de sélection (*polycross*, sélection récurrente, production de lignées *inbred*, etc.). La méthode exige l'analyse d'un nombre important de racines et ne semble pas avoir été très utilisée jusqu'à présent.

C'est en réalité une variante de la méthode classique de sélection massale dite méthode généalogique maternelle appliquée par Louis de VILMORIN (1856) qui demeure encore la plus largement utilisée en Europe pour la sélection de la Betterave fourragère (FRANDSEN, 1958). Elle consiste à croiser ensemble des porte-graines issus de racines choisies l'année précédente. Chaque porte-graine donne naissance l'année suivante à une famille qui est retenue ou non. Les meilleures racines d'une ou de plusieurs familles sont croisées entre elles et le cycle se poursuit.

L'hétérogénéité des familles est fonction du nombre des racines retenues. Le plus souvent, elles demeurent des populations subissant une faible pression de sélection du fait que le parent mâle est incontrôlable.

b) Les méthodes contrôlant partiellement la pollinisation.

Les familles ne sont généralement pas utilisées individuellement. Au nombre de 4 à 6 en moyenne, (FRANDSEN, 1958) elles sont mélangées et donnent une semence d'élite qui multipliée à son tour.

donne l'année suivante la semence originale. De nombreuses variétés synthétiques américaines de Betterave à sucre ont été créées de cette façon : *US 217* issue de 5 familles, *US 226* issue de 8 familles, etc.

Cette méthode d'utilisation de l'hétérosis est basée sur le taux généralement élevé d'auto-incompatibilité dans les familles. Néanmoins, il est évident que les plantes d'une même famille se croisent entre elles dans une proportion incontrôlable. Un cas particulier important est celui des variétés polyploïdes issues du croisement de familles diploïdes et de familles tétraploïdes.

Enfin, l'hybridation intervariétale a été largement pratiquée aux États-Unis avant et après l'apparition de la stérilité mâle (COONS, OWEN et STEWART, 1955). Ainsi ont été créés *US 200* × *US 215*, *US 215* × *US 216-3*, *US 225* × *US 226*, etc. Les équivalents mâle-stériles de *US 216* et *US 225* auraient même été utilisés dans ces croisements.

Les croisements intervariétaux ont pour effet d'accroître la variabilité génétique du matériel utilisé et cette variabilité peut être à l'origine d'une augmentation de rendement.

Ainsi les croisements faits de 1925 à 1940 au Danemark entre Betterave sucrière et Betterave fourragère ont abouti, on l'a vu, à la sélection de variétés très productives largement diffusées en France.

On ne peut faire de variétés synthétiques à partir de lignées autofertiles ces lignées se croisant le plus souvent difficilement entre elles. En fait la sélection de lignées monogermes mâle-stériles a fait perdre beaucoup de son intérêt à la création de variétés synthétiques.

c) Méthodes contrôlant totalement la pollinisation.

Alors que les Européens s'orientaient vers les recherches sur la polyploïdie, les Américains ont cherché à partir de 1945 à exploiter la vigueur hybride par des croisements entre lignées de Betterave à sucre, s'inspirant en cela des recherches déjà faites sur le Maïs.

Déjà STEWART, LAVIS et COONS (1940), constatant la lenteur des méthodes classiques d'amélioration de la Betterave avaient fait la preuve que « des lignées de Betterave à sucre peuvent être produites qui ont des caractéristiques spéciales telles que résistance aux maladies et haute teneur en sucre et qu'un effet défini d'hétérosis existe entre ces lignées qui constitue une solution réelle pour augmenter la productivité de la Betterave à sucre ».

OLDEMEYER et SMITH (1965) ont décrit en détail la méthode d'amélioration utilisée aux États-Unis. L'obtention des lignées pseudocompatibles est facilitée, on l'a vu, par la culture dans les régions d'altitude. Les lignées sélectionnées à partir de la I_3 ou I_4 sont testées en *top-cross* par la Betterave potagère puis en croisements simples. 2 à 5 000 lignées sont examinées chaque année dans chaque station. Les meilleures parmi celles qui maintiennent la stérilité sont converties pour la monogermie et la stérilité mâle par croisement avec une lignée monogermes mâle-stérile. Cette conversion n'est pas simple et il est nécessaire de partir de lignées qui soient de bons types O et qui soient complètement monogermes.

Les principales lignées mâle-stériles monogermes et multigermes utilisées aux États-Unis ont été décrites par MAC FARLANE et SKOYEN (1965). La lignée mâle-stérile multigermes la plus utilisée est l'équivalent mâle-stérile de la lignée NB_1 (*non-bolting*). Croisée avec des types O de la même série NB_2 , NB_3 , NB_4 , etc. elle constitue l'hybride femelle multigermes des hybrides trois-voies ou des hybrides doubles, le pollinisateur mâle étant une variété à fécondation libre ou un hybride simple utilisant la stérilité génique. (Il serait possible depuis la découverte des gènes de restauration d'obtenir un hybride simple utilisant la stérilité génique et cytoplasmique).

Les lignées monogermes mâle-stériles USDA portent généralement un numéro : 515 HO, 651 HO 562 HO, 569 HO..., leurs mainteneurs étant les lignées : 515, 561, 562, 569, etc.

Les lignées mâle-stériles et les mainteneurs de stérilité sont croisés entre eux pour faire l'hybride simple monogermes mâle-stérile qui portera les graines. Le pollinisateur est également une lignée mais le plus souvent une variété à fécondation libre. La formule de l'hybride simple est rarement utilisée en raison de la vigueur insuffisante des lignées.

Les lignées monogermes mâle-stériles 562 HO et 550 HO et leurs pollinisateurs ont été introduites à Rennes en 1968, puis les lignées 546, 561, et 569 en 1969. Ces lignées sont effectivement mâle-stériles et ont un taux élevé de monogermie et une bonne résistance à la montée à graines. Elles présentent par contre une grande hétérogénéité de formes de racine et d'inflorescence et de types de développement. Leur teneur en matière sèche est comprise entre 13 et 20 p. 100, ce qui représente une variation considérable (fig. 8). Il semble donc assez étonnant que ces lignées soient utilisées sous cette forme. Elles sont certainement améliorables par sélection généalogique. Ces lignées monogermes mâle-stériles, sélectionnées par MAC FARLANE, proviennent de la Station USDA de Salinas (Californie).

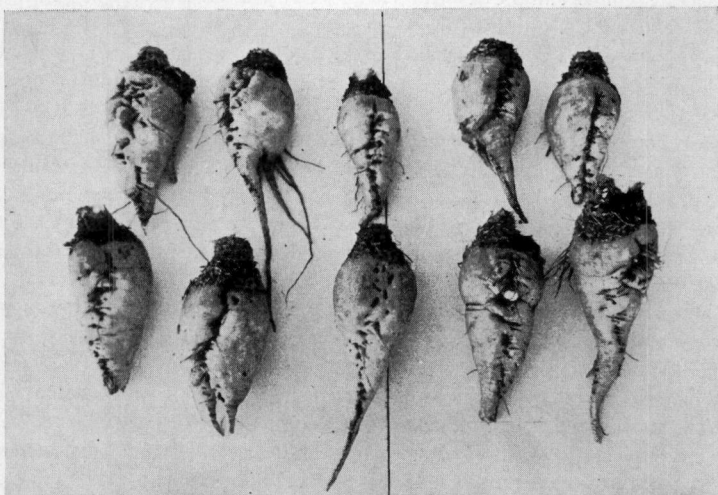


FIG. 8. — Lignée monogermes mâle-stérile américaine de Betterave à sucre F 66 562 HO, 16,4 p. 100 de matière sèche

Les méthodes d'obtention des hybrides aux États-Unis ont été décrites par TOLMAN et JOHNSON (1956) et MAC FARLANE, OWEN et MURPHY (1961). On aurait maintenant substitué à la méthode classique de culture en bandes (16 lignes mâle-stériles et 4 lignes de pollinisateurs) la méthode de culture en mélange de 5 à 7 p. 100 du pollinisateur parmi l'hybride femelle. On diminue ainsi les risques de pollinisations étrangères et la récolte en mélange ne provoque pas une baisse notable du rendement de l'hybride. Le taux de monogermie doit pourtant en être affecté.

En 10 ans, de 1956 à 1966 la totalité des variétés à fécondation libre cultivées en Californie a été remplacée par des variétés hybrides. Ces variétés seront étendues à l'ensemble des États-Unis vers 1970 (OLDEMEYER et SMITH, 1965).

La prévision d'augmentation du rendement en sucre par la généralisation de la culture des hybrides est du même ordre que pour le Maïs : 20 p. 100 au moins (OLDEMEYER et SMITH, 1965).

En première analyse, les progrès que l'on pourrait attendre de l'application de méthodes aussi évoluées à l'amélioration de la Betterave fourragère seraient sans doute aussi importants.

IV. — LA MODIFICATION DU NIVEAU DE PLOÏDIE

Depuis les mises au point de MARGARA (1954) et de ESSAD et TOUVIN (1959) de nombreuses publications ont concerné la polyploïdie chez la Betterave. Nous n'en citerons que les principales et celles qui ont trait aux tendances actuelles de la recherche sur ce sujet.

1. Techniques de production et de détection des tétraploïdes

Il semble que ce soit la technique de production des tétraploïdes de KLOEN et SPECKMANN (1953, 1954, 1956) qui soit encore la plus couramment utilisée dans les stations européennes de sélection de la Betterave. Cette technique consiste à tremper des grains germés et ayant des radicules de moins de 1 cm de longueur dans une solution à 0,1 p. 100 de colchicine pendant trois heures.

On considère comme atteintes par le traitement les plantes ayant des déformations caractéristiques (gros hypocotyle court, feuilles dentées, épaisses, d'un vert foncé). On procède ensuite à un examen cytologique complémentaire des jeunes feuilles en C_0 , ce qui conduit à ne garder que 24 p. 100 environ des plantes atteintes.

Cet examen poursuivi en C_1 et C_2 sur les parties végétatives (jeunes feuilles et hampes florales) n'a pas permis toujours de détecter les plantes diploïdes et mixoploïdes que l'on rencontrait en nombre considérable dans certaines familles.

H. SAVITSKY (1966 a) a eu le mérite de mettre récemment au point une méthode de traitement et de détection plus sûre et qui aboutit dès la C_1 à un pourcentage élevé de tétraploïdes, compris entre 80 et 90 p. 100.

Après une description détaillée des techniques d'induction de la polyploïdie chez la Betterave utilisées jusqu'à présent, l'auteur montre que l'on obtient les meilleurs résultats en traitant les graines sèches ou prégermées à des concentrations de 0,3 à 0,5 p. 100 de colchicine pendant 16 heures (on entend par graines prégermées des glomérules trempés mais dont les opercules ne sont pas encore soulevés). De cette façon la croissance de l'embryon se fait pendant le traitement, les zones mixoploïdes sont moins nombreuses et le taux de germination est peu affecté.

On ne retient que les plantes atteintes par le traitement et leur sélection se fait en choisissant celles qui ont des gamètes diploïdes. Pratiquement cela consiste à mesurer la *taille des grains de pollen* ou le nombre des chromosomes des cellules-mères des grains de pollen sur l'inflorescence principale. Ce contrôle constituerait une technique indispensable au choix des plantes tétraploïdes en C_0 . Les chiffres cités par les différents auteurs montrent d'ailleurs une séparation nette entre les diamètres des grains de pollen des plantes $2n$ et $4n$: 19,9 μ contre 26-27 μ (ERNOULD, 1946), 21,9 $\mu \pm 2,0$ contre 26-27 μ (FELTZ, 1953) 19-22 μ contre 28 à 33 μ (H. SAVITSKY, 1952) 18,3 $\pm 1,3$ contre 26 $\pm 1,7$ (ESSAD et TOUVIN, 1959).

Pour H. SAVITSKY (1966 b) les caractères de feuilles (nombre des chromosomes, nombre des chloroplastes, taille des stomates, etc.) ne donnent pas d'assurance suffisante de sélection des tétraploïdes en raison de la grande quantité de mixoploïdes en C_0 . Enfin, le taux bas et décroissant des tétraploïdes dans les générations C_1 et C_2 est dû souvent à un isolement insuffisant des plantes du pollen étranger. Une génération C_1 bien isolée et contrôlée en hiver par des comptages de chromosomes sur les feuilles par la méthode de la nigrosine donnera une C_2 composée entièrement de tétraploïdes.

RANK et EVANS (1966) préconisent pour sélectionner en C_0 , au stade végétatif, les plantes à inflorescence entièrement tétraploïde, de compter les chromosomes sur les feuilles centrales au stade de la vingtième feuille. Ces auteurs recommandent également la sélection basée sur les dimensions des grains de pollen plutôt que le test des chloroplastes ou le test de la taille des stomates qui ne seraient utilisés que comme tests préliminaires. Cependant cette identification des grains de pollen doit être faite suffisamment tôt avant le début floraison pour éviter les hybridations accidentelles. En raison de la floraison échelonnée des inflorescences il ne semble pas que cela présente de difficultés particulières.

Pour HUTIN (1964) la simplification et la sûreté des techniques actuelles de dénombrement chromosomique ne justifieraient plus le plus souvent le recours aux méthodes indirecte. (méthode des chloroplastes, des chromocentres nucléolaires, etc.) en particulier dans l'analyse des lots de semences polyplloïdes.

2. Conséquences de la polyploïdie

La tétraploïdisation s'accompagne de modifications morphologiques et physiologiques connues (feuilles plus grandes, racines plus arrondies, augmentation de la durée de végétation et de la résistance à la montée à graines en première année, besoins de chaleur plus élevés, etc.). Les variétés tétraploïdes ont moins de fleurs par glomérule que les diploïdes d'origine et leur taux de germination est, on l'a vu, moins élevé, sans doute en raison de la présence fréquente d'aneuploïdes (tabl. 6).

TABLEAU 6

Fréquence du nombre de fruits par glomérule dans une variété diploïde et son équivalent tétraploïde
(d'après V. et H. SAVITSKY, 1965)

	1	2	3	4 et plus
Diploïde <i>US 401</i>	0	48	47	5
Tétraploïde <i>US 401</i>	11	67	22	0

La tétraploïdie n'affecte pas d'une manière uniforme les facteurs du rendement (teneurs en sucre et poids des racines). Ces caractères peuvent diminuer, augmenter ou rester au même niveau (V. F. SAVITSKY, 1962).

Généralement, cependant, on considère que la tétraploïdie diminue le rendement soit par diminution de la teneur en sucre (ABEGG, STEWART et COONS, 1946) soit par une diminution du rendement en poids ou les deux réunis (KNAPP, 1956 ; COONS, OWEN, STEWART, 1955),

AKERBERG *et al.* (1963) comparant des familles diploïdes et tétraploïdes de Betterave fourragère constatent une diminution du rendement en racines de 5 à 25 p. 100 et du rendement en matière sèche par hectare de 5 à 13 p. 100 par rapport aux diploïdes, le taux de matière sèche étant très variable. Cependant pour RASMUSSEN (1953), le rendement des vieilles variétés tétraploïdes tendrait à augmenter.

Sur trois lignées *inbred* FINKNER *et al.* (1967) constatent de même les effets généralement défavorables de l'augmentation du niveau de ploïdie (tabl. 7).

TABLEAU 7

Effets de la tétraploïdie sur 3 lignées inbred
(d'après FINKNER *et al.*, 1967)

	Pourcentage de sucre		Tonnes de racines par acre	
	2n	4n	2n	4n
Lignée 52-307.....	13,5	12,5	20,6	35,4
Lignée 52-407.....	11,3	10,9	20,3	16,3
Lignée 52-408.....	12,5	11,2	24,6	21,9

Si pour SAVITSKY (1962) « une meilleure combinaison d'une haute teneur en sucre et d'un haut rendement peuvent mieux être obtenus au niveau polyploïde qu'au niveau diploïde », beaucoup d'incertitudes demeurent encore, par exemple sur l'influence possible de la triploïdie sur le rendement.

STEWART et GASKILL (1952) ne trouvent pas de différences entre des hybrides triploïdes et les hybrides diploïdes correspondants. Il faudrait, pour ces auteurs, que la famille tétraploïde soit issue d'une bonne famille diploïde pour que les triploïdes qu'elle donne soient vraiment intéressants.

FINKNER *et al.* (1967) ont, pour la première fois, comparé les hybrides diploïdes issus du croisement de lignées mâle-stériles et de lignées mâle-fertiles aux hybrides triploïdes issus du croisement des mêmes lignées mâle-stériles avec les équivalents tétraploïdes des lignées mâle-fertiles précédents.

Les hybrides diploïdes sont toujours apparus supérieurs aux triploïdes à la fois pour leur teneur en sucre et le rendement en racines. Cependant une partie de cette différence peut être due au fait que les hybrides triploïdes avaient un nombre inférieur de plantes à l'unité de surface en raison de leur mauvaise faculté germinative. Les auteurs n'excluent pas cependant la possibilité d'obtenir, sur un matériel plus différencié, des combinaisons triploïdes supérieures à leurs équivalents diploïdes.

Le véritable problème est donc d'obtenir d'abord de bonnes lignées diploïdes sur lesquelles on étudiera ensuite les effets de la tétraploïdie puis de la triploïdie par des croisements avec différentes lignées mâle-stériles. Déjà pour ESSAD et TOUVIN (1959) « la polyploïdie ne peut remplacer une sélection bien conduite et les résultats finalement obtenus demeurent toujours fonction de la qualité génétique initiale du matériel végétal employé ».

3. L'Aneuploïdie

Des études récentes ont montré que seule une partie des plantes tétraploïdes, les plantes eutétraploïdes à 36 chromosomes, se développe normalement. Les plantes aneuploïdes, dont le nombre des chromosomes varie de $2n = 32$ à $2n = 39$, présentent une grande variabilité et un développement végétatif moindre que les euploïdes. L'aneuploïdie expliquerait donc les moindres performances souvent constatées des variétés tétraploïdes.

a) Conséquences de l'aneuploïdie.

La fréquence des aneuploïdes dans les populations C_3 et C_4 est en moyenne de 30 à 40 p. 100 (ROMMEL, 1964 ; BOSEMARK, 1966 ; LICHTER, 1967) soit du même ordre que dans les variétés tétraploïdes de Seigle et de Maïs. Cette proportion est un peu réduite en champ surtout en raison de la disparition fréquente des plantes hypoploïdes. Elle est de moitié inférieure chez les triploïdes et, dans les variétés anisoploïdes, elle correspond bien aux proportions relatives de tétraploïdes et de triploïdes (BOSEMARK, 1966).

Chez les plantes à 36 chromosomes, 45 p. 100 en moyenne des gamètes mâles et femelles ont un pourcentage anormal de chromosomes et ce nombre augmente rapidement chez les plantes aneuploïdes. La répartition inégale des composants des tétravalents est la raison principale de la répartition inégale des chromosomes à l'anaphase (FELTZ, 1953).

ROMMEL (1965) a montré que si le poids des racines des eutétraploïdes est du même ordre que celui des diploïdes, ce poids diminue rapidement à mesure que le nombre des chromosomes s'écarte de 36. Ainsi, dans les populations étudiées, les diploïdes pesaient en moyenne 533 g, les tétraploïdes 581 g, les plantes à $2n = 37$ 353 g, à $2n = 35$ 340 g et à $2n = 34, 38$ ou 39 chromosomes 249 g. La perte de poids des racines aneuploïdes par rapport aux euploïdes, varie de 11,3 à 25,1 p. 100 et la production de graines par plante varie dans les mêmes proportions.

Pour BOSEMARK (1967) le poids relatif des glomérules aneuploïdes est de 55 p. 100 à 68 p. 100 du poids des glomérules euploïdes et le pourcentage de germination varie de 44 p. 100 à 75 p. 100 du pourcentage de germination des graines euploïdes. Le poids des plantules est affecté dans les mêmes proportions. Dans le matériel étudié par BOSEMARK la chute de rendement théorique provoqué par les aneuploïdes est de 10 p. 100 chez les tétraploïdes et de 4 à 7 p. 100 chez les triploïdes, le pourcentage de sucre étant peu affecté. Ce pourcentage théorique est sûrement exagéré en raison de la compétition entre plantes dans les conditions de culture. Néanmoins, la suppression des aneuploïdes augmenterait le pourcentage de bonnes racines. Les pertes réelles seraient en réalité inférieures de moitié aux pertes théoriques mais demeurent néanmoins loin d'être négligeables. LICHTER (1967) estime pour sa part ces pertes réelles de 8 à 9 p. 100.

b) *Sélection éventuelle contre l'aneuploidie.*

On a d'abord pensé (RASMUSSEN, 1953 ; KLOEN et SPECKMANN, 1956 ; CLEIJ et KLOEN, 1965) que l'on pourrait faire disparaître l'aneuploidie par sélection, en ne gardant que les plantes strictement euploïdes ou en limiter les effets en ne gardant par exemple que les graines ou les racines les plus grosses. BOSEMARK (1966) a montré que la descendance de plantes uniquement euploïdes comprenait jusqu'à 38,6 p. 100 de plantes aneuploïdes. Une seule génération est donc suffisante pour faire monter la fréquence d'aneuploïdes au taux habituel des variétés tétraploïdes. L'élimination des racines aneuploïdes n'a donc qu'une efficacité très limitée. La sélection contre les irrégularités chromosomiques et l'amélioration de la ségrégation des tétravalents est difficile, sinon impossible. Le sélectionneur ne peut donc plus grand-chose pour limiter le nombre d'aneuploïdes qui se forme dans les variétés polyploïdes. Le seul moyen serait de diminuer la fréquence des plantes tétraploïdes et triploïdes dans ces variétés ce qui va évidemment à l'encontre du but recherché.

4. *L'haploidie*

En 1961, KRUSE a trouvé 14 plantes haploïdes dans 2 800 embryons jumeaux ou triples. Certaines présentaient une tendance plus ou moins marquée à donner des secteurs ou des plantes triploïdes. Par doublement à la colchicine, ces plantes haploïdes ont donné deux lignées pures qui présentaient une uniformité remarquable et une bonne fertilité, mais une certaine instabilité génétique.

On trouve des haploïdes soit dans des embryons jumeaux soit dans la génération C_0 des plantes traitées à la colchicine. Des recherches sur ce sujet et sur l'obtention de lignées pures ont été faites en outre par LEVAN (1945), FISCHER (1962), DOBRECOVA, LUTKOV et MANZOS (1965) et HAMMOND (1966).

V. — LA RÉSISTANCE AUX MALADIES ET PARASITES

Il n'existe pas en France d'estimation de l'importance relative et des pertes causées par les différentes maladies et parasites de la Betterave fourragère. Tout laisse supposer que, comme dans le cas de la Betterave à sucre, la maladie de loin la plus importante est la Jaunisse.

1. *La Jaunisse*

Cette maladie à virus, transmise par les pucerons, se rencontre sur toutes les espèces cultivées de *Beta vulgaris* et constitue une des maladies les plus sérieuses du Nord de l'Europe. Les pertes sont très variables suivant les années et les lieux. LIMASSET et GRENTE (1951) les estiment en moyenne de 2 à 10 p. 100 du rendement sucre par hectare chez la Betterave à sucre. Aux États-Unis cette maladie diminue le rendement en racines dans les champs atteints de 14 à 53 p. 100 et la teneur en sucre de 0,4 à 2,2 points (MAC FARLANE et BENNETT, 1963). La quantité de graines est réduite dans les mêmes proportions dans les champs de porte-graines.

a) *Nature de la maladie.*

En 1958, RUSSELL a montré qu'en Europe le virus de la Jaunisse comprend en réalité deux virus :

— *le virus de la Jaunisse* : BYV provoque la couleur jaune pâle des feuilles avec la présence de petits points bruns ou rouges et provoque par moment une couleur bronze. Ce virus filamenteux et semi-persistant, comprend de nombreuses souches qui peuvent coexister sur la même plante. Ces souches sont très voisines mais de virulence inégale. Les plantes récemment atteintes montrent souvent les symptômes dits du *vein-etch* (CAMPBELL et RUSSEL, 1963-1964).

— *le virus modéré de la Jaunisse* : BMVYV ainsi appelé en raison de ses effets discrets sur les plantes en serre (RUSSELL, 1958). Il provoque une couleur orange brillant sur les vieilles feuilles, qui

sont ensuite attaquées par un champignon *Alternaria tenuis* qui augmente considérablement les dégâts de *BMV* en provoquant de larges nécroses. C'est un virus, sphérique, persistant, qui se propage donc plus rapidement que *BYV* et dont l'importance économique était la plus grande en Grande-Bretagne au moment (1958) où il a été découvert. A l'inverse de *BYV* il n'est pas transmis par *Aphis fabae*. Il comprend aussi de nombreuses souches et influe à la fois sur la teneur en sucre et sur le rendement des racines.

Ces deux virus se rencontrent souvent sur la même plante et dans ce cas la perte de rendement qu'ils provoquent est approximativement égale à la somme des pertes qu'ils occasionnent séparément.

Il est important d'utiliser une grande quantité de souches de chaque virus dans un programme de sélection.

La perte de rendement n'est pas due seulement à une réduction de la photosynthèse du fait du jaunissement des feuilles, les virus causant un trouble général dans le métabolisme des plantes infectées.

b) Recherche des variétés tolérantes.

La recherche de variétés tolérantes est la méthode la plus économique et la plus rationnelle de lutte contre la Jaunisse. Cette tolérance a d'abord été recherchée dans les différentes espèces du genre *Beta* (BENNETT, 1960). Des symptômes de Jaunisse sont apparus sur toutes sans qu'un haut degré de tolérance fut trouvé. Certaines espèces, comme *B. macrocarpa*, *B. maritima* et *B. patellaris*, étaient même plus sensibles que les variétés commerciales. Cependant à Versailles certaines familles issues du croisement *Beta maritima* $\times$ *Beta vulgaris* présentent une bonne tolérance à la Jaunisse.

En testant, en conditions contrôlées, un grand nombre de lignées et de variétés MAC FARLANE et BENNETT (1963) montrent qu'une grande gamme de tolérance existe en réalité chez *Beta vulgaris*. Les pertes de rendement en racines sont comprises entre 9 et 65 p. 100 et la teneur en sucre est toujours diminuée mais dans des proportions très variables.

Il n'y a pas de relation nette entre la couleur des feuilles et la résistance à l'infection et la véritable tolérance doit donc être déterminée par des comparaisons de rendement entre plantes saines et plantes inoculées. Cette idée avait déjà été émise par RUSSELL (1958), RIETBERG (1959) et WIESNER (1961). Pour FIFE la résistance des plantes individuelles peut être connue par pesée de la racine vers le quatrième mois après une inoculation faite au quarantième jour. Les plantes infectées ont un poids inférieur de 60 p. 100 en moyenne. Cependant, au cours de 4 cycles de sélection massale et par le choix des racines après inoculation par le virus, MAC FARLANE et BENNETT ont pu réduire les pertes dans la variété *US 75* de 33,1 à 15,8 p. 100. Les travaux de RUSSELL (1964, 1966 *b* et *c*) montrent que la tolérance au virus de la Jaunisse comprend la tolérance à deux virus distincts et à un champignon pathogène.

Les premières sélections en Grande-Bretagne ont donc consisté à rechercher les plantules demeurrées les plus vigoureuses après inoculation par *BYV*. Les plantes choisies furent autofécondées pendant une génération et c'est dans la descendance de ces plantes que l'on a recherché les lignées résistantes après inoculation en plein champ par *BMV*. On a constaté par la même occasion que la tolérance à une souche d'un virus semble heureusement être associée à la tolérance à la plupart des souches du même virus (cette tolérance est généralement liée à une forte teneur en potassium dans les racines).

De cette façon RUSSELL a pu obtenir des lignées consanguines qui présentent une résistance aux trois éléments pathogènes. La variété synthétique *Maris Vanguard* obtenue par croisement de trois lignées tolérantes a un rendement supérieur de 20 à 30 p. 100 à celui des variétés commerciales en présence de Jaunisse (tabl. 8).

Les F_1 entre lignées consanguines ont un niveau de résistance intermédiaire entre ceux des parents. La résistance à *Alternaria* serait, par contre, vraisemblablement un caractère dominant.

RUSSELL (1966) distingue les lignées tolérantes de celles qui résistent à l'infection c'est-à-dire « qui ont tendance à échapper à l'infection du virus en cas d'exposition à de faibles attaques de pucerons » de sorte que l'objectif immédiat doit être de produire une variété tolérante aux virus et qui

montre en outre un haut degré de résistance à l'infection soit « moins de plantes atteintes et moins de dégâts dans les plantes atteintes ». Il existe en effet de grandes différences, ainsi que l'a montré RUSSELL, pour la résistance à l'attaque des pucerons peut-être en raison des goûts différents de la sève. Il n'est, cependant pas prouvé que ce type de résistance aux pucerons réduise beaucoup l'incidence des dégâts dus à la Jaunisse.

TABLEAU 8

*Comportement d'une variété (Maris Vanguard)
tolérante à la Jaunisse (d'après RUSSELL, 1965)*

	Poids racines (t/ha)		P. 100 sucre		Rend ^t t/sucre/ha	
	non inoculé	inoculé	non inoculé	inoculé	non inoculé	inoculé
Variété commerciale A	49,7	38,9	18,6	16,6	9,2	6,4
Variété commerciale B.....	44,2	38,6	18,6	17,4	8,3	6,7
<i>Maris Vanguard</i>	48,7	49,4	18,1	16,6	8,8	8,2

L'infection avec les virus de la Jaunisse augmente la sensibilité au *Cercospora betae*, à la Rouille et à *Alternaria*. Cependant l'infection avec *BYV* réduirait l'importance de l'Oidium (RUSSELL, 1966 a). Elle augmente ou diminue la sensibilité de certains génotypes à l'infection par le Mildiou.

En conclusion, les études sur la tolérance à la Jaunisse nécessitent le test d'un grand nombre de lignées homozygotes et de leur combinaison dans les hybrides pour chacun des virus de la Jaunisse. Ces études ne peuvent se concevoir sans la collaboration du virologue et du sélectionneur.

Enfin, si elle ne peut être contrôlée, la Jaunisse peut perturber gravement toutes les études du rendement faites sur l'hétérosis, la polyploidie, etc.

2. Les maladies cryptogamiques

La Cercosporiose provoque peu de dégâts dans l'Ouest de la France sans doute en raison des étés frais qui seraient peu favorables au développement de ce champignon.

Pour COONS, OWEN et STEWART (1955) la sélection massale si efficace avec le *Curly-top* donne peu de résultats avec le *Cercospora* car les individus résistants sont difficilement détectés, les feuilles vieillissantes devenant de plus en plus sensibles à l'attaque du champignon. Pour MARGARA (1954) il n'existe pas d'immunité dans *Beta vulgaris* mais une sensibilité plus ou moins grande. La solution a consisté à obtenir des lignées *inbred* aussi résistantes que possible et à les combiner soit dans des variétés synthétiques soit dans des hybrides F_1 . Ainsi sont apparues les variétés *US* résistantes : *US 200*, *US 215*, *US 201*, etc.

Des sources de résistance ont été recherchées dans *Beta maritima* par MUNERATI et il en est résulté des variétés résistantes (*Cesena*, *Rovigo*, etc.) mais gardant certains caractères défavorables de *Beta maritima*. Cette recherche de gènes de résistance au *Cercospora* dans *B. maritima* a été reprise récemment en Grande-Bretagne par CAMPBELL (1966).

Un composé phénolique isolé et identifié par GARDNER (1965) dans les feuilles, la 3-hydroxytyramine serait l'agent responsable de la résistance au *Cercospora*. Les F_1 entre lignées sensibles et résistantes sont généralement de résistance intermédiaire (KOHLS, 1950 ; SAITO, 1966).

Le Mildiou (*Peronospora farinosa*) est surtout grave en France dans les cultures de plançons mais demeure assez peu répandu. Cependant d'après CAMPBELL et RUSSELL (1964) cette maladie peut s'étendre et il est nécessaire de vérifier que les nouvelles variétés n'y sont pas sensibles.

MAC FARLANE (1952) et RUSSELL (1968) ont montré que l'on peut sélectionner des lignées très résistantes à condition de disposer d'un matériel suffisamment varié. Cependant un pourcentage

d'infestation suffisant par inoculation est difficile à réaliser. D'autre part il ne semble pas qu'il y ait une bonne relation entre les tests en serre et les infestations en plein champ (CAMPBELL et RUSSELL, 1964).

Des maladies d'arrière-saison apparaissent très fréquemment en Bretagne mais leurs dégâts sont sans doute peu importants. Ce sont l'Oïdium (*Erysiphe polygoni*), la Rouille (*Uromyces betae*), *Ramularia betae* et *Phoma betae*. Dans la collection, à Rennes, certaines lignées présentent une résistance plus ou moins grande à ces maladies.

3. Les nématodes.

Heterodera schachtii et surtout *Ditylenchus dipsaci* peuvent occasionner localement des dégâts importants dans les régions de culture de la Betterave fourragère particulièrement sous certaines conditions (nature du précédent, semis précoce, printemps humide, etc.).

Aux États-Unis suivant les années et les lieux, les pertes de poids des racines peuvent atteindre 30 p. 100 avec une réduction moyenne d'un point de la teneur en sucre.

Deux voies ont été suivies pour trouver des variétés génétiquement résistantes aux nématodes (il s'agit de travaux portant uniquement sur *H. schachtii*).

a) L'hybridation des variétés cultivées avec des espèces sauvages immunes de la section des *Patellares* (*B. patellaris*, *B. webbiana*, *B. procumbens*). Cependant les F_1 de *Beta vulgaris* avec ces espèces n'ont vécu que dans quelques cas et étaient généralement stériles (STEWART, 1950 ; H. SAVITSKY, 1960).

En 1965, H. SAVITSKY et PRICE montrent que les hybrides allotétraploïdes *B. vulgaris* $\times$ *B. patellaris* ont la même résistance que l'espèce immune *B. patellaris*. Il n'est pas sûr cependant que la résistance des types sauvages puisse être transférée avec succès à la Betterave à sucre par recroisement. Ces travaux ont été entrepris également en Grande-Bretagne (CAMPBELL et RUSSELL, 1963-1964).

b) La seconde solution et qui semble la plus simple consiste à rechercher une résistance à l'intérieur des variétés cultivées.

FINKNER et SWINK (1956) comparent différentes variétés dans un terrain infesté et montrent que la résistance aux nématodes est en relation avec la teneur en galactinol, constituant dextrogyre présent dans la racine.

PRICE (1965) décrit les techniques d'infestation du sol et de sélection des plantes présentant le plus petit nombre de kystes. Les meilleures de ces plantes sont exposées à une seconde infestation et autofécondées. Il en est issu des lignées prometteuses. De la même manière JORGENSEN et SMITH (1966) trouvent 37 lignées plus ou moins résistantes dans une collection de 745 lignées et variétés. Il n'a pas été trouvé cependant de résistance complète.

À la différence de *H. schachtii*, *D. dipsaci* ne produit pas de kystes. C'est un parasite endogène qui provoque une distorsion des feuilles cotylédonnaires et une pourriture sèche de la partie hors-terre de la racine. En 1961, SAVARY teste 21 variétés de Betterave à sucre et 12 variétés de Betterave fourragère mais ne trouve dans ce matériel aucune résistance marquée à ce nématode.

VI. — LA RÉSISTANCE À LA MONTÉE À GRAINES

La sensibilité à la montée à graines en première année se rencontre dans un grand nombre de variétés françaises de Betterave fourragère et même dans les introductions faites à Rennes, d'U. R. S. S et d'Europe orientale et centrale. On a préconisé longtemps des semis tardifs pour éviter la montée à graines. En fait il s'agit d'un défaut qu'il est relativement facile d'éliminer. On peut ainsi pratiquer des semis précoces et obtenir donc une productivité accrue.

1. Déterminisme génétique de la montée à graines

Par croisement d'une Betterave annuelle, *Beta patula* (RIMPAU, 1855) et *Beta vulgaris* (MUNERATI, 1932), avec une Betterave bisannuelle on a montré que le caractère annuel se comporte comme un caractère dominant monogénique par rapport au caractère bisannuel. Ce gène dominant a été nommé B (*bolting*) par ABEGG (1936). Il serait en réalité incomplètement dominant car les inflorescences F_1 sont moins développées que celles de la Betterave annuelle.

En présence de B, des gènes mineurs influent sur la date et la vitesse de montée (OWEN et McFARLANE, 1958). B est situé à 15,5 unités Morgan de l'allèle R qui provoque la couleur rouge de l'hypocotyle.

En fait les montées à graines en première année seraient provoquées par la présence d'un allèle B' différent de B, caractère annuel (OWEN, CARNSER et STOUT, 1940). Le gène *b* serait labile et muterait assez facilement en B d'où la difficulté d'obtenir des variétés absolument indemnes de montées à graines.

L'allèle B' qui serait responsable de l'émission d'une hormone de floraison a pour effet fondamental de supprimer la nécessité d'un traitement prolongé à basse température (OWEN, 1954). Ainsi en serre chauffée et en éclairage continu les Betteraves BB ou Bb donnent rapidement des graines à toute époque de l'année.

L'hormone de floraison émise par le gène B peut se transmettre par greffe à un scion d'une variété qui ne monte pas (CURTIS, 1964).

Des applications d'acide gibérellique hâtent l'initiation des inflorescences et le développement reproductif des Betteraves lentes à monter (OWEN et McFARLANE, 1958 ; MARGARA, 1960).

Selon RUSSELL (1967) les plantes infectées par le virus de la Jaunisse (surtout par *BMVYV*) sont moins sensibles à la montée à graines.

2. Sélection contre la sensibilité à la montée à graines.

Les semis hâtifs de fin février et début mars constituent généralement un bon test de la sensibilité des lignées et des familles à la montée à graines.

Différents auteurs (OLDEMEYER, 1957 et KOLAGO, 1965) ont décrit des techniques de laboratoire provoquant une induction contrôlée de ce caractère. Les plantes qui montent à la suite de cette induction sont éliminées des populations qui subissent ce traitement. Ces méthodes seraient plus efficaces et donneraient des résultats plus réguliers que la méthode des semis en plein champ.

Les lignées NB₁, NB₂,... NB₇ (*non bolting*) ont été sélectionnées en Californie, région à hiver doux, à partir de semis faits à l'automne. Ces lignées qui sont à l'origine d'une grande partie des lignées mâle-stériles monogermes et multigermes américaines présentent une résistance remarquable à la montée à graines (McFARLANE, 1948 et 1954) ; McFARLANE et SKOYEN, 1965).

Quand on dispose d'un grand nombre de lignées différentes on constate qu'elles présentent tous les intermédiaires dans les dates de montée entre le comportement d'une Betterave annuelle et d'une Betterave qui ne monte pas, sans doute en raison de l'action plus ou moins grande des gènes mineurs qui conditionnent la rapidité de la montée.

Les lignées monogermes actuelles issues de *SLC 101* constituent un matériel intéressant pour la sélection à la résistance à la montée à graines.

VII. — CONCLUSION. SCHÉMA DE SÉLECTION POSSIBLE

Pour réaliser des progrès importants dans l'amélioration de la Betterave fourragère, il faudrait pouvoir exploiter la vigueur-hybride par un contrôle total de la pollinisation, en utilisant des lignées mâle-stériles.

Comme dans le cas de la Betterave à sucre, la première étape consiste à obtenir des lignées autofertiles à partir d'autofécondations répétées.

Bien que la Betterave soit généralement autostérile, il est relativement facile d'obtenir de telles lignées dans des conditions de milieu favorables par l'utilisation du phénomène de pseudo-compatibilité et en autofécondant un grand nombre de plantes dans de bonnes variétés.

Nous avons ainsi obtenu, après trois ou quatre générations d'autofécondation, des lignées de bonne valeur agronomique, suffisamment vigoureuses et possédant des caractères morphologiques et physiologiques tels que forme des racines, des feuilles, des inflorescences, teneur en matière sèche, etc. très différenciés. L'obtention de telles lignées est d'un grand intérêt, car c'est seulement à partir de croisements entre lignées homozygotes que pourront progresser les études sur les grands problèmes de l'amélioration de la Betterave : incompatibilité, hétérosis, polyploïdie, stérilité-mâle, résistance aux maladies et aux parasites, facteurs de rendement, etc.

Nous avons eu l'occasion de dire que la Betterave fourragère est sans doute un meilleur matériel pour l'étude de ces problèmes que la Betterave sucrière en raison de sa plus grande variabilité au point de vue teneur en matière sèche, forme des racines, etc.

Une fois obtenues de bonnes lignées, les étapes suivantes consisteraient à en éprouver l'aptitude à la combinaison et enfin à convertir les meilleures (parmi celles pour lesquelles cela est possible) en lignées monogermes mâle-stériles.

Il s'agit d'un programme de longue durée et il a semblé plus simple de chercher à bénéficier des travaux d'amélioration qui ont déjà abouti chez la Betterave à sucre à la création de lignées monogermes mâle-stériles.

De telles lignées permettraient en effet, non seulement d'éprouver la valeur-hybride des lignées de Betterave fourragère, mais d'obtenir en outre des hybrides F_1 monogermes à haute teneur en matière sèche.

La Betterave fourragère bénéficierait ainsi à la fois des améliorations culturales et du matériel génétique mis au point pour la Betterave à sucre, culture qui a davantage intéressé les sélectionneurs.

Les souches monogermes mâle-stériles de Betterave à sucre sont en petit nombre et s'échangent assez difficilement. Elles proviennent actuellement toutes des États-Unis. Ce ne sont pas, on l'a vu, des lignées dans le sens où on l'entend en France, mais des souches assez hétérogènes dans lesquelles il est possible d'extraire des lignées différentes par sélection.

Il ne semble pas que la plupart de ces lignées soient assez vigoureuses pour donner des graines F_1 en quantité suffisante, et elles devront donc être croisées avec un type O monogermes pour constituer un hybride simple mâle-stérile monogermes. Le parent mâle sera sans doute soit une lignée vigoureuse, soit un hybride F_1 entre deux lignées de Betterave fourragère dont l'une serait mâle-stérile et l'autre restaurateur de fertilité, soit une famille (OLDEMEYR et SMITH, 1965).

Le matériel américain de Betterave à sucre constitue un groupe génétique nettement différent du groupe des Betteraves fourragères par la forme et la couleur des feuilles, la teneur en matière sèche, la forme des racines, etc. Il serait donc possible d'éprouver ces deux groupes dans un schéma de sélection réciproque et d'obtenir ainsi des hybrides monogermes européens $\times$ américains entre Betterave sucrière et Betterave fourragère. Cette voie pourrait aboutir à des hybrides monogermes triploïdes, par utilisation d'une lignée mâle tétraploïde de Betterave fourragère.

Reçu pour publication en mars 1969.

REMERCIEMENTS

Je remercie M. MOULE de ses conseils.

SUMMARY

POSSIBILITIES OF IMPROVING FORAGE BEET
(*BETA VULGARIS* L.)

A bibliographic study has been made of various problems, relating to the improvement of forage beet.

During this study reference has been made to the possibility of obtaining autocompatible, homozygous lines.

Such lines constitute the indispensable basic material for work on improvement of the plant.

Good hybrid combinations could be produced by crossing European lines of forage beet with American monogerm, male-sterile lines of sugar beet.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABEGG F. A., 1936. A genetic factor for the annual habit in beet and linkage relationship. *J. agric. Res.*, **53**, 493-511.
- ABEGG F. A., STEWART D., COONS G. H., 1946. Further studies on sugar beet autotetraploids. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **4**, 223-230.
- AKERBERG E., BINGEFORS S., JOSEFSSON A., ELLERSTRÖM S., 1963. Induced polyploids as fodder crops. In « *Recent plant breeding research* », 125-149. Almqvist Wiksell. Stockholm.
- ALLISON J. C. S., CURNOW R. N., 1966. On the choice of tester parent for the breeding of synthetic varieties of Maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, **6**, 541-544.
- ARCHIMOWITSCH A., 1931. *The problem of inbreeding in sugar beet* (russe) cité par MAGASSY L., 1965.
- ARCHIMOWITSCH A., 1948. Control of pollination in sugar beet. *Bot. Rev.*, **15**, 613-628.
- ARTSCHWAGER E., 1947. Pollen degeneration in male-sterile sugar beets, with special reference to the tapetal plasmodium. *J. agric. Res.*, **75**, 191-197.
- ARTSCHWAGER E., STARRETT R. C., 1933. The time factor in fertilization and embryo development in the sugar beet. *J. agric. Res.*, **47**, 823-843.
- ATWOOD S. S., 1942. Genetics of pseudo-self compatibility and its relation to cross incompatibility in *Trifolium repens*. *J. agric. Res.*, **64**, 699-709.
- BANDLOW G., 1955. Die genetik der *Beta vulgaris*-Rüben. *Züchter*, **25**, 104-122.
- BANDLOW G., 1964. Die Pollensterilität von *Beta vulgaris* und deren Artbastarden sowie ihre Verwertung in der Zuckerrübenzüchtung. *Z. Pflanzenzücht.*, **52**, 160-240.
- BANDLOW G., 1965. Untersuchungen über Inzuchtlinien der Zuckerrübe und ihre Kombinationseignung. *Züchter*, **35**, 239-250.
- BANDLOW G., 1967. Untersuchungen über die Genetik monokarper Zuckerrüben auf Grund einer Kreuzung monokarp $\times$ dikarp. *Züchter*, **37**, 62-64.
- BENC S., 1963. Einige Ergebnisse der Kreuzungen zwischen verschiedenen, nicht vollkommen ingezüchteten Zuckerrübenstämmen (hongrois) in BANDLOW G., 1965.
- BENNETT C. W., 1960. Sugar beet yellows disease in the United States. *U. S. Dept. Agric. Techn. Bull.* 1218.
- BLISS F. A., GABELMAN W. H., 1965. Inheritance of male-sterility in beets. *Crop Sci.*, **5**, 403-406.
- BORDONOS M. G., 1960. Ways of creating monogerm beet (russe) (in *Plant breed. Abstr.*, **32**, 969).
- BOSEMARK N. O., 1966. On the origin and consequences of aneuploidy in triploid and tetraploid sugar beet. *Rev. Inst. intern. Rech. Better.*, **2**, 9-34.
- BOSEMARK N. O., 1967. The effect of aneuploidy on yield in anisoploid sugar beet varieties. *Rev. Inst. intern. Rech. Better.*, **2**, 145-160.
- BOUGY E., 1936. Hybrides de betteraves sucrières et fourragères. *C. R. Inst. belge Amélior. Better.*, **4**, 281-283.
- BREWBAKER H. E., 1934. Self fertilization in sugar beets as influenced by the type of isolator and other factors. *J. agric. Res.*, 323-337.
- BREWBAKER H. E., OLDEMEYER R. K., BUSH H. L., 1960. Development of monogerm varieties of sugar beets by the backcross method. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **14**, 252-258.
- BREWBAKER H. E., WOOD R. R., BUSH H. L., 1946. Single germ seed. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **4**, 259-262.

- BRIEM H., 1904. Die Befruchtung einer isoliert stehenden Samenrübenstande. *Öster. Ung. Ztschr. Zuckerrind. u. Landw.*, **23**, 536-539 (in MAGASSY L., 1965).
- BRONCKERS F., AMAND H., 1966. Étude du gametocide FW 450 (2-3 dichloroisobutyrate de sodium) sur *Beta vulgaris* L. *Publ. techn. Inst. belge Amélior. Better.*, **3**, 105-124.
- CAMPBELL G. K. G., RUSSELL G. E., 1963-1964. Breeding sugar beet. *Plant breed. Inst. Cambridge. Annu. Rep.*, 6-32.
- CAMPBELL G. K. G., RUSSELL G. E., 1967. Methodik und Ergebnisse der Züchtung auf Vergilbungs- und Nematodenresistenz bei Zuckerrüben in England. *Dtsch. Akad. Landw. Berlin. Tag.*, **89**, 1, 147-162.
- CLEIJ G., 1967. Influencing of the cytoplasmic male sterility and fertility in beets. *Euphytica*, **16**, 23-28.
- CLEIJ G., KLOEN D., 1965. Report on the meeting of the working party on heredity and breeding of the International Institut of sugar beet Research. *Zaadbelangen*, **19**, 267-268 (in *Plant breed. Abstr.*, **36**, 2377).
- COHEN M. M., LEFFEL R. C., 1964. Pseudo-self compatibility and segregation of gametophytic self-incompatibility alleles in white clover. *Trifolium repens* L. *Crop. Sci.*, **4**, 429-341.
- COONS G. H., OWEN F. V., STEWART D., 1955. Improvement of the sugar beet in the United States. in *Adv. Agron.*, **7**, 89-139.
- CORTESI H. A., 1967. Investigations made into male-sterile beets. *Euphytica*, **16**, 425-432.
- CURTIS G. J., 1967. Graft transmission of male-sterility in sugar beets (*Beta vulgaris* L.). *Euphytica*, **16**, 419-424.
- CURTIS G. J., HORNSEY K. G., 1964. Graft-transmissible induction of elongation and flowering in scions of sugar beet bred for resistance to bolting. *Nature*, **202**, 4938, 1238.
- DELCURE J., 1967. La Betterave fourragère est maintenant une production mécanisable. *Rev. Élev.*, **22**, 93-105.
- DELCURE J., LEBRUN V., 1966. La culture mécanisée de la Betterave fourragère. *Fourrages*, **26**, 57-70.
- DEMING G. W., 1942. Use of red garden beet in sugar beet top-crosses. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, 337-341.
- DENWARD T. H., 1963. The function of incompatibility allele in red clover. *Trifolium pratense*. *Hereditas*, **49**, 285-329.
- DESPREZ V., DESPREZ M., 1965. Sélection de la Betterave monogermme pour les qualités de la graine en particulier pour sa grosseur (non publié).
- DOBRECOVA T. B., LUTKOV A. N., MANZOS A. M., 1966. The possibility of producing polyploid and haploid forms of sugar beet from twin plants. (russe) (in *Plant Breed. Abstr.*, **36**, 1586).
- DOXTATOR C. W., HELMERICK R. H., 1962. Selection for seed size in monogerm varieties. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **12**, 268-272.
- DOXTATOR C. W., SKUDERNA A. W., 1946. Crossing experiments in sugar beet lines. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **4**, 230-236.
- EAST E. M., 1932. Studies on self sterility. *Genetics*, **17**, 175-202.
- EDWARDSON J. R., CORBETT M. K., 1961. Asexual transmission of cytoplasmic male sterility. *Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A.*, **47**, 390-396.
- ERNOULD L., 1946. L'autopolyploïdie expérimentale chez la Betterave. *La Cellule*, **50**, 393-411.
- ESSAD S., TOUVIN H., 1959. Techniques de production et de contrôle des Betteraves polyploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, 553-574.
- FELTZ H., 1953. Untersuchungen an diploiden und polyploiden Zuckerrüben. *Z. Pflanzenzücht.*, **32**, 275-299.
- FIFE J. M., 1963. Growth rate of young sugar beet roots as a measure of resistance to virus yellows. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **12**, 497-502.
- FILUTOWICZ A., 1959. Die Züchtung von Zuckerrüben sorten mit einkeimigen Früchten. *Biul. Inst. Hodowli Akimat. Roslin*, **2-3**, 11-15.
- FINKNER R. E., REDABAUGH H. S., DOXTATOR C. W., 1966. Correlation coefficient studies of testers and parents for combining ability in sugar beets. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **14**, 238-247.
- FINKNER R. E., SWINK J. F., 1956. Breeding sugar beets for resistance to Nematodes. *Agron. J.*, **48**, 389-392.
- FINKNER R. E., et al., 1967. Performance of diploid and triploid sugar beet hybrids from the same genetic source. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **14**, 578-592.
- FISCHER H. E., 1962. Über Vorkommen und Bedeutung verschiedener Genomstufen bei *Beta vulgaris* L. *Züchter*, **32**, 40-47.
- FRANDSEN K. J., 1958. *Breeding of forage beets*, in *Handbuch der Pflanzenzüchtung*. 2. Auf. Band III. 284-311, Verlag P. Parey, Berlin.
- FRANKEL R., 1962. Further evidence on graft induced transmission to progeny of cytoplasmic male-sterility. *Genetics*, **47**, 641-646.
- FRANKEL R., 1963. Alternative cytoplasmic and nuclear heredity elements in Petunia. *Proc. XI^e intern. Congr. Genetics.*, Vol. I, p. 205.
- GARDNER R. L., 1965. Identification of a compound from *Beta vulgaris* L. reported to be responsible for resistance to *Cercospora* leaf-spot. *Diss. Abstr.*, **25**, 9, 4940.
- GASKILL J. O., 1954. A comparison of several methods of testing sugar beet strains and individual roots for resistance to storage pathogens. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **8**, 264-270.

- GENTER C. F., ALEXANDER M. W., 1966. Development and selection of productive S_1 inbred lines of corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, **6**, 429-431.
- HAMMOND B. L., 1966. Homozygous diploid sugar beets. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **14**, 75-78.
- HELMERICK R. H., FINKNER R. E., DOXTATOR C. W., 1963. Variety crosses in sugar beets (*Beta vulgaris* L.) I. Expression of heterosis and combining ability. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **12**, 573-584.
- HOGABOAM G. J., 1957. Factors influencing phenotypic expression of cytoplasmic male-sterility in the sugar beet. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **9**, 457-465.
- HOGABOAM G. J., 1961. Radiographing as a method of observing some seed characters in monogerm sugar beet fruits. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **11**, 605-609.
- HOGABOAM G. J., SNYDER F. W., 1964. Influence of size of fruit and seed on germination of a monogerm sugar beet variety. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **13**, 116-126.
- HUTIN C., 1964. Détermination de la polyploïdie des Betteraves. *Proc. intern. Seed. Test. Assoc.*, **29**, 919-930.
- JACOB F., SCHAEFFER P., WOLLMANN E., 1960. Episomic elements in bacteria. *Symp. Soc. Genet. Microb.* 10th, 67-91.
- JAIN S. K., 1959. Male sterility in flowering plants. *Bibl. Genet.*, **18**, 101-166.
- JORGENSEN E. C., SMITH C. H., 1966. Evaluation of selected varieties of sugar beets for response to the sugar beet nematode, *Heterodera schachtii*. *Plant Dis. Rept.*, **50**, 9, 650-654.
- JOSEFSSON A., 1963. Effects of selection in fodder beets. In *Recent plant breeding research* 48-63. Almqvist Wiksell, Stockholm.
- KAJANUS B., 1913. Über die Vererbungsweise gewisser Merkmale der *Beta* und *Brassica* Rüben. *Z. Pflanzenzücht.*, **1**, 125-126.
- KAJANUS B., 1917. Über die Farbenvariation der *Beta*-Rüben. *Z. Pflanzenzücht.* **5** 357-372.
- KAMMACHER P., 1966. Le problème de la stérilité mâle à déterminisme cytoplasmique. *Colton fibres trop.* **21**, 215-230.
- KARSTENS L. I., 1919. Hérité des couleurs rouge et jaune chez le genre *Beta*. *Z. Pflanzenzücht* **8**, 1-18.
- KELLER W., 1936. Inheritance of some major color types in beets. *J. agric. Res.*, **52**, 27-28.
- KINOSHITA T., 1964. Inheritance of male sterility in *Beta vulgaris* L. *Bull. Sugar Beet Res.*, **43-44**, 136 (in *Plant Breed. Abstr.* **34**, 852).
- KLOEN D., 1964. On the occurrence of male sterility in West-European fodder and sugar beets. *Euphytica*, **13**, 3, 268-272.
- KLOEN D., Die Ausnutzung der Heterosis bei di- und tetraploiden Rüben. *Dtsch. Akad. Landwirt. Berlin Tag*, **89**, 2, 275-295.
- KLOEN D., SPECKMANN G. J., The creation of tetraploid beets. *Euphytica*, **2**, 187-196, 1953. *Euphytica*, **3**, 35-42, 1954. *Euphytica*, **3**, 154-160, 1954. *Euphytica*, **5**, 308-322, 1956.
- KNAPP E., 1955. Zur plasmonisch kontrollierten Pollensterilität der Zuckerrüben. *Züchter*, **25**, 231-236.
- KNAPP E., 1956. The significance of polyploidy in sugar beet breeding. *Proc. Inter. Genet. Symp.* Tokyo, 300-304.
- KNAPP E., 1958. *Beta*-Rüben bes. Zuckerrüben in *Handbuch der Pflanzenzüchtung* 2 Aufl. Band III. 196-284, Verlag Paul Parey, Berlin.
- KNAPP E., 1962. Données expérimentales sur la génétique des Betteraves sucrières génétiquement monogermes. *Inst. intern. Rech. Better. XXV^e Cong. d'hiver*, 11-18.
- KNAPP E., 1967. Die genetischen Grundlagen der Einzelfruchtigkeit (Monokarpie) bei *Beta vulgaris* L. *Dtsch. Akad. Landwirt. Berlin Tag*, **89** (2) 189-213.
- KOBLE A. F., 1965. Comparative S_1 line and top cross performance of corn. (*Zea mays* L.) *Diss. Abstr.*, **25**, 7, 3804-3805.
- KOHL H. L., 1959. A genetic study of 17 F_1 hybrids and their inbred parents. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **6**, 165-170.
- KOHL H. L., DOWN E. E., 1934. Influence of inbreeding and selection on seed production of space isolated mother beets. *Amer. Soc. Agron.*, **26**, 327-332.
- KOVALENKO V. I., 1966. Selection of maintainers of cytoplasmic male-sterility from varieties and semi male-sterile strains of sugar beet. *Genetika*, **9**, 118-123 (in *Plant Breed. Abstr.*, **37**, 2861).
- KRUSE A., 1961. Pure lines and their hybrids in beets (in *Plant Breed. Abstr.*, **31**, 4894, **34**, 692).
- KRUSE A., 1964. Monogerm beets found in the danish variety *Hvid-Olofte*. *Ugeskr. Landm.*, **25**, 4-7.
- KUZDOWICZ A., 1967. Vergleich der Saatguteigenschaften di und tetraploider monokarper Zuckerrüben. *Dtsch. Akad. Landwirt. Berlin Tag*, **89**, 2, 215-221.
- LABY H., et al., 1966. Recherches sur la sélection de la Betterave sucrière effectuées en 1966. *Publ. Inst. techn. Better. Industr.* 15-23.
- LABY H., 1967. Möglichkeiten der Gewinnung und Verbesserung von O-typen bei der Züchtung pollen steriler monokarper Zuckerrüben. *Dtsch. Akad. Landwirt. Berlin Tag*, **89**, 2, 297-308.
- LAWRENCE W. J. C., 1930. Incompatibility in polyploids. *Genetica*, **12**, 269-296.
- LEFFEL R. C., 1963. Pseudo-self incompatibility and segregation of gametophytic self-incompatibility alleles in red clover; *Trifolium pratense* L. *Crop Sci.*, **3**, 377-380.

- LEVAN A., 1945. A haploid sugar beet after colchicine treatment. *Hereditas*, **31**, 399-410.
- LICHTER R., 1967. Competitive relations between euploid and aneuploid plants in populations of tetraploid sugar beets. *Zucker*, **29**, 351-355. In *Plant Breed. Abstr.*, **38**, 1053.
- LIMASSET P., GREUTE J., 1951. Influence de la jaunisse sur le rendement des Betteraves industrielles. *Inst. intern. Rech. Better.*, **14**.
- LONNQUIST J. H., CASTRO G., 1967. Relation of intra-population genetic effect to performance of S₁ lines of Maize. *Crop Sci.*, **7**, 361-364.
- LUNQUIST A., 1957. Self incompatibility in Rye. *Hereditas*, **43**, 3-4, 468-511.
- MAC FARLANE J. S., 1948. Strains of sugar beets extremely resistant to bolting. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **5**, 151-153.
- MAC FARLANE J. S., 1952. Breeding to downy mildew in sugar beets. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **7**, 415-420.
- MAC FARLANE J. S., 1954. New non-bolting and mildew resistant seed releases. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **8**, 2, 88-89.
- MAC FARLANE J. S., BENNETT C. W., 1963. Occurrence of yellows resistance in the sugar beet with an appraisal of the opportunity for developing resistant varieties. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **12**, 503-514.
- MAC FARLANE J. S., OWEN F. V., MURPHY A. M., 1961. New hybrid sugar beet varieties for California. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **11**, 500-506.
- MAC FARLANE J. S., SKOYEN I. O., 1965. Sugar beet breeding lines combining resistance to bolting and disease. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **13**, 555-562.
- MAGASSY L., 1965. Recent experimental results on self-incompatibility and self-compatibility in beet (*Beta vulgaris* L.). *Acta agron.*, **13**, 241-262.
- MARGARA J., 1954. Problèmes que pose l'amélioration de la Betterave sucrière en France. *Ann. Amélior. Plantes*, **4**, 147-195.
- MARGARA J., 1960. Recherches sur le déterminisme de l'élongation et de la floraison dans le genre *Beta*. *Ann. Amélior. Plantes*, **10**, 361-471.
- MEIER F. C., ARTSCHWAGER E., 1938. Airplane collections of sugar beet pollen. *Science*, **88**, 507-508.
- MOULE C., 1967. Les faits nouveaux intéressant les principales espèces fourragères d'intérêt majeur en Bretagne. Assoulements fourragers en Bretagne, A. F. P. F.
- MUNERATI O., 1932. L'eredità della tendenza alla annualità nella comune barbabietola coltivata. *Z. Pflanzenzucht*, **17**, 84-89.
- NIELSON K., NEMAZI J., 1967. Selection for the type O character in *Beta vulgaris* L. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **14**, 5, 368-376.
- NIELSON R. T., 1954. Progeny test of sugar beet roots selected for low respiration rate. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **8**, 2, 134-136.
- NELSON R. T., DEMING G. W., 1952. Effects of bolters on yield and sucrose content of sugar beet. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, 7-441-444.
- NELSON R. T., OLDEMEYER R. K., 1952. Preliminary studies applicable to selection for low respiration and resistance to storage rots of sugar beets. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **7**, 400-407.
- NEMAZI K., NIELSON K., 1967. Occurrence of double ovules in sugar beets. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **14**, 5, 389-395.
- OLDEMEYER D. L., RUSH G. E., 1960. Evaluation of combining ability in self-fertile lines of sugar beets using male-sterile testers. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **11**, 175-185.
- OLDEMEYER R. K., 1954. General combining ability of sugar beet inbreds as determined with two different top-cross testers. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **8**, 2, 59-63.
- OLDEMEYER R. K., 1957. Sugar beet male sterility. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **9**, 381-386.
- OLDEMEYER R. K., 1957. Bolting resistance. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **9**, 635.
- OLDEMEYER R. K., SMITH P. B., 1965. Les conséquences de l'application de la méthode d'hybridation dans la sélection des Betteraves à sucre. *13^{ème} communication. Inst. intern. Rech. better.*, **28**, Bruxelles.
- OLSSON P. A., 1936. Über die Methodik der Rübenzüchtung. *Züchter*, **8**, 208-211.
- OWEN F. V., 1942. Inheritance of cross and self-sterility in *Beta vulgaris* L. *J. agric. Res.*, **64**, 679-698.
- OWEN F. V., 1945. Cytoplasmically inherited male-sterility in sugar beets. *J. agric. Res.*, **71**, 423-440.
- OWEN F. V., 1948. Utilization of male-sterility in breeding superior yielding sugar beets. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **5**, 156-161.
- OWEN F. V., 1952. Mendelian male-sterility in sugar beets. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **7**, 371-376.
- OWEN F. V., 1954. The significance of single gene reactions in sugar beets. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **8**, 2, 392-398.
- OWEN F. V., CARLSNER E., STOUT M., 1940. Photothermal induction of flowering in sugar beets. *J. agric. Res.*, **61**, 101-124.
- OWEN F. V., MAC FARLANE J. S., 1958. Successive annual back-crosses to a non-bolting inbred line of sugar beet. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **10**, 124-132.

- OWEN F. V., MURPHY A. M., RYSER G. K., 1946. Inbred line from Curly-Top resistant varieties of sugar beets. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **4**, 246-252.
- PEDERSEN A., 1947. La couleur des Betteraves (danois) (in *Plant Breed. Abstr.*, **17**, 302).
- PETERSON D. F., 1952. Inbred seed production in progeny classification for type O plants in open-pollinated varieties. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **7**, 351-353.
- PETERSON D. F., DICKENSON D. D., 1958. Results of divergent selection for general combining ability. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **10**, 60-65.
- PINCHUK P. D., 1963. The expression of heterosis in hybrids between sugar beet and mangel (russe) (in *Plant Breed. Abstr.*, **33**, 4826).
- POWERS, LEROY, 1957. Identification of genetically superior individuals and the prediction of genetic gains in sugar beet breeding programs. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **9**, 408-432.
- POWERS, LEROY, ROBERTSON D. W., CLARK A. G., 1958. Estimating by the partitioning method of the numbers and proportions of genetic deviates in certain classes of frequency distributions. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **9**, 677-696.
- PRICE Ch., 1965. Breeding sugar beets for resistance to the cyst nematode *Heterodera schachtii*. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **13**, 397-405.
- RANK G. H., EVANS L. E., 1966. A method for positive selection of 4n sugar beet plants in the vegetative C₀ generation. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **13**, 687-697.
- RASMUSSEN J., 1953. Autotetraploid sugar beets : vitality changes in subsequent generations. *Hereditas*, **39**, 257-269.
- RAWLINGS J. O., THOMPSON D. L., 1962. Performance level as criterion for the choice of Maize testers. *Crop Sci.*, **2**, 217-220.
- RIETBERG H., 1959. La jaunisse de la betterave à sucre et la lutte contre cette maladie. *Inst. intern. Rech. better.*, **22**, 11-58.
- RIMPAU W., 1885. Die Inconstanz der Kreuzungsprodukte von Runkelrüben varietäten. *Dt. Landw. Praxis* **12** (in BRAWLOW G., 1955 : Die Genetik der *Beta vulgaris* Rüben. *Züchter*, **25**, 104-122).
- ROHRBACH U., 1965 a. Contribution on the problem of pollen sterility in *Beta vulgaris*. I. Investigations on ontogeny of the phenotype. *Z. Pflanzenzücht.*, **53**, 105-124 (in *Plant Breed. Abstr.*, **36**, 778).
- ROHRBACH U., 1965 b. Contribution on the problem of pollen sterility in *Beta vulgaris* L. III. Investigations on the effect of environment on the phenotype expression of the character « pollen sterility ». *Z. Pflanzenzücht.*, **54**, 111-129 (in *Plant breed. Abstr.*, **36**, 4586).
- ROMMEL M., 1964. Investigations in autotetraploid sugar beet. *Inst. intern. Rech. better. Congr. d'hiver*, **27**, 383-393.
- ROMMEL M., 1965. Cytogenetics of autotetraploid sugar beet (*Beta vulgaris* L.) Part I Tetraploid varieties. *Züchter*, **35**, 5, 219-222.
- RÖSTEL N. J., 1964. Entwicklung, Ergebnisse und Ziele der Züchtung monokarper Zuckerrüben in der D. D. R. *Züchter*, **34**, 325-334.
- ROUSSEAU M., 1964. L'obtention de variétés de Betteraves fourragères monogermes. *Rev. Agric.*, **17**, 1, 47-54.
- RUSSELL G. E., 1958. Sugar beet yellows, a preliminary study of the distribution and interrelationships of viruses and virus strains found in East Anglia. *Ann. appl. Biol.*, **46**, 3, 393-398.
- RUSSELL G. E., 1964. Breeding for tolerance to beet yellows virus and beet mild yellowing virus in sugar beet (I, II) *Ann. appl. Biol.*, **53**, 3, 363-388.
- RUSSELL G. E., 1966 a. Some effects of inoculation with yellowing viruses on the susceptibility of sugar beet to fungal pathogens. *Transl. brit. Mycol. Soc.*, **49**, 611-628.
- RUSSELL G. E., 1966 b. Breeding for resistance to infection with yellowing viruses in sugar beet. I. Resistance in virus tolerant breeding material. *Ann. appl. Biol.*, **57**, 2, 311-320.
- RUSSELL G. E., 1966 c. Recent developments in breeding for resistance to virus yellows of sugar beet. *Acta Agric. Scand. suppl.* **16**, *Eucarpia* 1965, 140-143.
- RUSSELL G. E., 1967. Some effects of infection with yellowing viruses and of fungicide application on bolting in sugar beet (*Alternaria*, *Erysiphe betae*). *J. agric. Sci.*, **63**, 3, 405-409.
- RUSSELL G. E., 1968. Experiments in selecting for resistance to downy mildew in sugar beet. *J. agric. Sci.*, **71**, 251-256.
- RYSER G. K., SAVITSKY V. F., 1952. Sugar percent in progenies derived from hybrids to monogerm sugar beets. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **7**, 354-360.
- RYSER G. K. et al., 1959. Some chemical and physiological characteristics of inbred lines of sugar beets. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **10**, 525-543.
- SAITO K. I., 1966. Studies on the *Cercospora* leaf spot resistance in sugar beet breeding. *Mem. Fac. Agric. Hokkaido Univ.*, **6**, 1, 113-179. (in *Plant Breed. Abstr.*, **38**, 3058.)
- SANDAL P. C., JOHNSON I. J., 1963. Mechanism of self and cross-incompatibility in sweet clover *Melilotus officinalis* LAM. *Agron. J.*, **45** (3) 96-100.
- SAVARY A. Les nématodes de la Betterave. *Rev. romande agric.*, **16**, 62-67 (in *Plant Breed. Abstr.*, **31**, 723).
- SAVITSKY H., 1944. Selbsterilität und selbstfertilität bei *Beta vulgaris* L. *Z. Pflanzenzücht.*, **26**, 103-118 (in L. MAGASSY, 1965).

- SAVITSKY H., 1950. A method of determining self fertility and self-sterility in sugar beet bases upon the stage of ovule development shortly after flowering. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **6**, 198-201.
- SAVITSKY H., 1952. Polyploid sugar beets. Cytological study and methods of production. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **7**, 470-476.
- SAVITSKY H., 1954. Self sterility and self fertility in monogerm beets. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **8**, 2, 29-33.
- SAVITSKY H., 1960. Viable diploid, triploid and tetraploid hybrids between *Beta vulgaris* and species of the section *Patellares*. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **11**, 215-235.
- SAVITSKY H., 1966 a. A method of inducing autopolyploidy in sugar beets by seed treatment. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **14**, 26-47.
- SAVITSKY H., 1966 b. Effectiveness of selection for tetraploid plants in Co generation on the basis of the number of chloroplasts in stomata. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **13**, 655-661.
- SAVITSKY H., PRICE Ch., 1965. Resistance to the sugar beet nematode (*Heterodera Schachtlii*) in F_1 tetraploid hybrids between *Beta vulgaris* and *Beta patellaris*. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **13**, 370-373.
- SAVITSKY V. F., 1934. Variabilité et hérédité de la richesse en sucre chez *Beta vulgaris* L. *C. R. IV^e session Inst. intern. Rech. better.*, 121-124, Bruxelles.
- SAVITSKY V. F., 1950. Monogerm sugar beets in the United States. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **6**, 156-159.
- SAVITSKY V. F., 1952 a. A genetic study of monogerm and multigerm characters in beets. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **7**, 331-338.
- SAVITSKY V. F., 1952 b. Methods and results of breeding work with monogerm beets. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **7**, 344-350.
- SAVITSKY V. F., 1954. Inheritance of the number of flowers in flower-clusters of *Beta vulgaris* L. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **8**, 3-15.
- SAVITSKY V. F., 1958 a. Genetische Studien und Züchtungsmethoden bei monogerm Rüben. *Z. Pflanzenzücht*, **40**, 1-36.
- SAVITSKY V. F., 1958 b. Differences in interaction of cytoplasm-genes in different male-sterile races in *Beta vulgaris* L. *X^e Congr. internation. Genet.*, Montréal (in *Plant Breed. Abstr.*, **29**, 1093).
- SAVITSKY V. F., 1962. Sucrose and weight of root in tetraploid monogerm and multigerm sugar beet populations under different mating systems. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **11**, 676-711.
- SAVITSKY V. F., 1963. Tetraploid inheritance of monogerm character and male-sterility in *Beta vulgaris* L. *XI^e intern. Congr. Genet.* La Haye (in *Plant Breed. Abstr.*, **34**, 1481).
- SAVITSKY V. F., SAVITSKY H., 1965. Weight of fruits in self-fertile, male-sterile, and self-sterile diploid and tetraploid monogerm *Beta vulgaris* L. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **13**, 621-644.
- SCHLÖSSER L. A., 1958. Germination of Beta-beets at low temperature. *Inst. internation. Rech., better*, **21**, 185-188.
- SCHNEIDER F., 1939. Züchtung der Beta Rüben (In *Handbuch der Pflanzenzüchtung*, **4**, 1-95. Berlin. Verlag Paul Parey).
- SCHWANITZ F., 1940. Beiträge zur Züchtung und Genetik selbstfertiler Rüben (*Beta vulgaris* L.). *Züchter*, **12**, 167-178.
- SEDLMAIR T. E., 1960. Inheritance of speed of germination in sugar beets, *Beta vulgaris* L. *Diss. Abstr.*, 1962, **22**, 62-471, 4151-4152.
- SHARMA D., TANDON J. P., BATRA J. N., 1967. Effect of tester on combining ability estimates of maize germ-plasm complexes. *Euphytica*, **16**, 3, 370-373.
- SHAW H. B., 1916. Self, close and cross-fertilization of beets. *Mem. N. Y. bot. Gard*, **6**, 149-152 (in L. MAGASSY 1965).
- SHULL G. H., 1911. The genotypes of maize. *Amer. Naturalist*, **55**, 243 et al.
- SKOYEN I., 1961. Gametocide test on sugar beet. Sugar beet research 1960. *Agric. Res. Div. Beltsville*, 181-186.
- SMITH C. H., 1952. Heritable differences in germination of sugar beet seed at low temperatures. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **7**, 411-414.
- SNYDER F. W., 1959. Influence of the seed ball on speed of germination of sugar beet seeds. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **10**, 513-520.
- SNYDER F. W., 1963. Selection for speed of germination in sugar beet. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **12**, 617-622.
- SNYDER F. W., HOGABOAM G. J., 1963. Effect of temperature during anthesis and seed maturation on yield and germinability of sugar beet seed. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **12**, 545-563.
- STEIN H., GABELMAN W. H., STRUCKMEYER B. E., 1959. Reversion in cytoplasmic male-sterile plants of *Beta vulgaris* L. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **10**, 619-623.
- STEWART D., 1946. Insects as a minor factor in cross-pollination of sugar beets. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **4**, 256-258.
- STEWART D., 1950. Sugar beet $\times$ *Beta procumbens*, the F_1 and backcross generations. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **6**, 176-179.

- STEWART D., 1952. Observations on F_2 and F_3 generations of the sugar beet hybrid, leaf-spot resistant, Multigerm $\times$ Monogerm SLC 101. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **7**, 364-370.
- STEWART D., CAMPBELL S. C., 1952. The dispersion of pollen in sugar beet seed plots. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **7**, 459-469.
- STEWART D., GASKILL J. O., 1952. Result of field tests with triploid sugar beets in 1951. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **7**, 452-453.
- STEWART D., GASKILL J. O., COONS G. H., 1946. Heterosis in sugar beet single-crosses. *Proc. amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **4**, 210-222.
- STEWART D., LAVIS C. A., COONS G. H., 1940. Hybrid vigor in sugar beets. *J. agric. Res.*, **60**, 715-738.
- STEWART G., 1933. Some effects of inbreeding in sugar beets. *J. Amer. Soc. Agron.*, **25**, 4, 237-258.
- SUNDELIN G., 1926. Contribution to biology of flowering of the genus *Beta*. *Sver. Utsädesf. Tidskr.*, **36**, 153-176 (in ARCHIMOWITSCH, 1948).
- TEICH A. H., 1966. Maize selection by inbred line appearance and test cross performance in high and low plant densities. *Diss. Abstr.*, **26**, 4922-4923.
- THEURER J. C., HECKER R. J., OTTLEY E. H., 1968. Attempted graft transmission of cytoplasmic male-sterility in sugar beets (*Beta vulgaris* L.). *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **14**, 695-703.
- THOMPSON K. F. Classified S alleles for *Brassica* breeders. *Eucarpia Brassica Meeting*, 1968.
- TOLMANN B., JOHNSON R., 1956. Materials and methods used in producing commercial male-sterile hybrids. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **9**, 151-160.
- TOWNSEND C. E., 1966. Self compatibility studies with diploid alsike clover, *Trifolium hybridum*. *Crop Sci.*, **6**, 415-419.
- URBAN R., 1958. Analyse der Färbungen der *Beta*-Rüben insbesondere der Futterrüben. *Züchter*, **28**, 275-283.
- VALDEYRON 1961. *Génétique et Amélioration des Plantes*. 374 p. Baillièrre et Fils, Paris.
- VILMORIN J. L. de, 1923. *L'hérédité de la Betterave cultivée*, 153 p. Gauthier-Villars, Paris.
- VILMORIN L. de, 1856. Note sur la création d'une nouvelle race de Betterave à sucre. Considérations sur l'hérédité dans les végétaux. *C. R. Acad. Sci. Paris*, p. 871.
- WIESNER K., 1961. Aufgaben und Probleme der Vergilbungs-resistenzzüchtung bei *Beta*-rüben. *Dtsch. Akad. Landw. Berlin* 1960, **24**, 132 p. (in *Plant breed. Abstr.*, **31**, 3661).
- WIT F., 1960. Chemically induced male-sterility, a new tool in plant breeding? *Euphytica*, **9**, 1-9.
- WOOD R. R., 1952. Selection for cold resistance and low temperature germination in sugar beets. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, **7**, 407-410.
- ZAJKOVSKAJA N. E., 1934. Comparative tests on autofertile varieties of sugar beet at the Glavsaklar selection Station (russe) (In ARCHIMOWITSCH, 1948).
- ANONYME, 1967. *La Betterave fourragère mécanisée*. Maison de l'élevage, Bernay (Eure).

Cette bibliographie a été arrêtée le 1^{er} juillet 1968.



NOTE

OBSERVATIONS SUR LA NON-TRANSMISSION PAR GRAINE DE DEUX VIROSES CHEZ LA VIGNE (*VITIS VINIFERA*)

D. BOUBALS

avec la collaboration technique de C. CAILLAUD et R. PISTRE

Station de Recherches viticoles,
École nationale supérieure agronomique,
Centre de Recherches agronomiques du Midi, 34 - Montpellier
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

La transmission éventuelle par graine de la virose de l'enroulement chez le *Cinsaut* et de la virose du court-noué chez le *Muscat blanc* à petits grains a été étudiée en faisant appel à de simples observations visuelles dans le cas de la première et à l'aide du test d'inoculation de *Chenopodium quinoa* dans le cas de la seconde. Pour les deux viroses, aucune transmission n'a été observée.

INTRODUCTION

De nombreuses observations ont été effectuées sur la possibilité de transmission par la graine des viroses de la Vigne.

E. PANTANELLI (1912), G. FOGLIANI (1957) et J. BALTHAZARD (1966) ont rapporté l'absence de transmission chez *Vitis vinifera* pour le virus du court-noué (GFV) et de la panachure (GFV-YM).

Par contre, des auteurs ont déclaré avoir observé la transmission :

- du symptôme « cordons endocellulaires » (SCHNEIDERS, 1934) ;
- du court-noué et de la panachure chez *V. vinifera* (I. COSMO et G. PIERI, 1959 et G. PIERI, 1966).
- de la mosaïque du tabac (TMV) dans la proportion de 20 p. 100 de plants de semis infectés dans les descendance de huit hybrides interspécifiques et une variété de *V. vinifera* (R. M. GILMER et L. J. KELTS, 1968).

De plus, P.-M. DURQUETY (1963) a constaté dans des descendance autofécondées de *Verdeau colon* une panachure transmissible par greffe.

Cependant, ce sont L. CORY et W. B. HEWITT (1968) qui ont fait le travail le plus précis sur ce sujet en démontrant que le virus du court-noué rabougrissement (GFV, panachure GFV-YM et *vein banding*) et le virus du *yellow vein* existaient dans le pollen de *V. vinifera*. Ils ont également re-

trouvé le virus de la panachure (GFV) dans les téguments et l'albumen des pépins, mais pas dans les plants de semis développés à partir de ces graines.

En ce qui nous concerne, nous avons procédé depuis quelques années à des observations relatives à la transmission par graine d'une part du virus de l'enroulement (GLRV), jusqu'à présent jamais envisagée, et d'autre part du virus du court-noué rabougrissement (GFV).

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Nous avons opéré uniquement dans le cadre de *Vitis vinifera*.

Pour étudier la transmission par graine des deux virus précédents, nous avons réalisé des autofécondations de grappes de souches virosées à des degrés différents. Il a également été effectué des croisements mettant en œuvre des grappes castrées sur des souches saines fécondées par du pollen de plantes virosées.

En ce qui concerne les observations sur la transmission du virus de l'enroulement, nous avons utilisé le *Cinsaut*, variété de cuve à raisins noirs cultivée dans le sud de la France. Chez cette variété, les symptômes de la virose consistent en un enroulement vers la face inférieure et un rougissement du limbe des feuilles à l'automne. Bien que l'intensité de ces symptômes diffère selon les plantes, ils sont nets et ne peuvent être confondus avec des symptômes de carences minérales ou des attaques de parasites (cicadelles p. e.). Dans les mêmes conditions, les feuilles de plantes saines de *Cinsaut* jaunissent et restent planes durant le mois d'octobre.

Nos observations sur la transmission du court-noué par graine ont été faites à partir de pépins formés sur des pieds malades de *Muscat blanc à petits grains*. Ces pieds virosés étaient établis dans un vignoble de Frontignan où ont été isolées des souches de virus du court-noué (CNV) très virulentes (A. VUITTENEZ, M.-C. MUNCK et J. KUSZALA, 1964).

Chez le *Muscat*, selon les pieds, les symptômes de rabougrissement étaient plus ou moins marqués, pouvant aller jusqu'à la mort en cime des rameaux (D. BOUBALS, 1963). Cependant, dans tous les cas, il était possible de mettre en évidence le virus grâce au test d'inoculation mécanique de plantes-test herbacées que nous avons déjà utilisé sur le *Muscat* (D. BOUBALS *et al.*, 1964). Ce dernier consiste dans l'inoculation de plantes de *Chenopodium quinoa* par du jus de bourgeons de vigne (0,300 g de matière verte) extrait dans un mortier en présence de 3 centimètres cubes de solution de nicotine à 2,5 p. 100. Pour chaque pied de vigne à tester, on inocule cinq chénopodes qui, lorsque ce pied est virosé, réagissent tous la plupart du temps par l'apparition, au bout de 7 à 8 jours, d'une mosaïque sur les feuilles apicales (fig. 1).

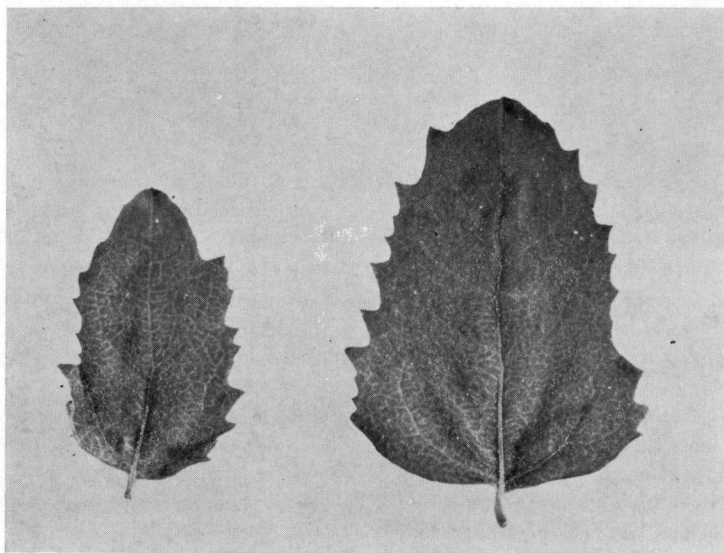


FIG. 1. — Symptômes de la virose du court-noué de la vigne (GFV) sur feuilles de *Chenopodium quinoa*.

Il s'agit d'un éclaircissement des nervures

RÉSULTATS

A. — Enroulement

Des autofécondations de grappes de la variété *Cinsaut* ont été réalisées sur des souches de trois familles de cette variété :

- une famille très atteinte par l'enroulement : tout le feuillage de chaque souche était très rouge et très enroulé à l'automne (113 plants de semis obtenus) ;
- une famille moyennement atteinte par l'enroulement (27 plants de semis obtenus) ;
- une famille très peu atteinte par l'enroulement : sur toutes les souches de la famille on trouvait des feuilles présentant un début de rougissement et d'enroulement du limbe (40 plants de semis obtenus).

En outre, on a autofécondé des grappes sur des souches d'une famille saine de *Cinsaut*, c'est-à-dire dont les feuilles jaunissent à l'automne (62 plants de semis obtenus).

Enfin, des croisements ont été faits en apportant sur des grappes castrées de *Cinsaut* sain, du pollen de souches de *Cinsaut* très atteintes par l'enroulement (58 plants de semis obtenus).

Les plants de semis ont été élevés en serre durant un cycle végétatif ; ils ont ensuite été mis en pépinière en plein air, où leur feuillage a été observé fin octobre-début novembre. *Dans aucune des descendances, on n'a observé la présence de plants atteints par l'enroulement.* Dans la même pépinière, des boutures de *Cinsaut* atteint d'enroulement extériorisaient le rougissement caractéristique du limbe des feuilles.

Cette absence de transmission par graine de l'enroulement est confirmée par ce qui se passe dans les travaux d'amélioration de la vigne faisant appel au croisement de variétés entre elles. A la station de Vassal par exemple, où sont cultivés de nombreux plants de semis, on ne rencontre pas de plants atteints par l'enroulement bien que des géniteurs virosés aient parfois été utilisés.

B. — Court-noué

On a autofécondé des grappes d'un certain nombre de souches de *Muscat blanc à petits grains* ayant présenté des atteintes de la virose à des degrés divers l'année précédente :

- souches légèrement atteintes (88 plants de semis obtenus) ;
- souches moyennement atteintes (49 plants de semis obtenus) ;
- souches très rabougries (13 plants de semis obtenus) ;
- souches tellement atteintes par le virus qu'elles présentaient la mort en cime de certains rameaux et étaient sur le point de mourir (113 plants de semis obtenus).

En plus d'un raccourcissement plus ou moins marqué des entre-nœuds des rameaux, il y avait sur ceux-ci de nombreux doubles-nœuds et mérithalles très courts. Chez les plantes les plus virosées, les feuilles étaient déformées en palmette. Enfin, les grappes étaient de taille réduite avec un nombre plus ou moins important de grains millerandés.

Ces différents types de pieds de vigne donnaient une réaction positive sur les plantes de *Chenopodium quinoa*.

Les plants de semis, issus des pépins obtenus, ont passé la première année en pépinière en plein champ, où ils n'ont pas présenté sur leurs rameaux et leurs feuilles d'anomalies du type de celles indiquées ci-dessus.

L'année suivante, ces plants de semis ont été mis en pots et en serre. Peu après le débourrement de leurs bourgeons, on a procédé à la détermination du virus dans ces organes à l'aide du test chénopode. Dans chaque descendance d'autofécondation ou de croisement, 50 p. 100 des plants de semis pris au hasard ont ainsi subi la recherche du virus.

Dans aucun cas il n'a été possible de voir sur *Chenopodium quinoa*, même après étêtage de ces derniers, un quelconque symptôme de virose.

DISCUSSION

Il semble donc que dans le cas des deux viroses qui nous occupent, enrroulement et court-noué, il n'y ait pas de transmission par graine.

Pour le deuxième virus, nos observations sont en accord avec celles de L. CORY et W. B. HEWITT (1968) en ce qui concerne les plants de semis. Dans notre expérience, comme dans celles des deux auteurs précédents, on se trouve dans le cas de plants de semis à aspect normal chez lesquels on ne décèle pas de virus du court-noué.

Les trois autres combinaisons éventuelles entre le virus du court-noué et l'hôte imaginées par L. CORY et W. B. HEWITT sont : plants de semis normaux dans lesquels on trouve du virus, plants de semis présentant des symptômes d'infection virale et dans lesquels on décèle du virus, et enfin plants de semis présentant des symptômes mais dans lesquels on ne trouve pas de virus.

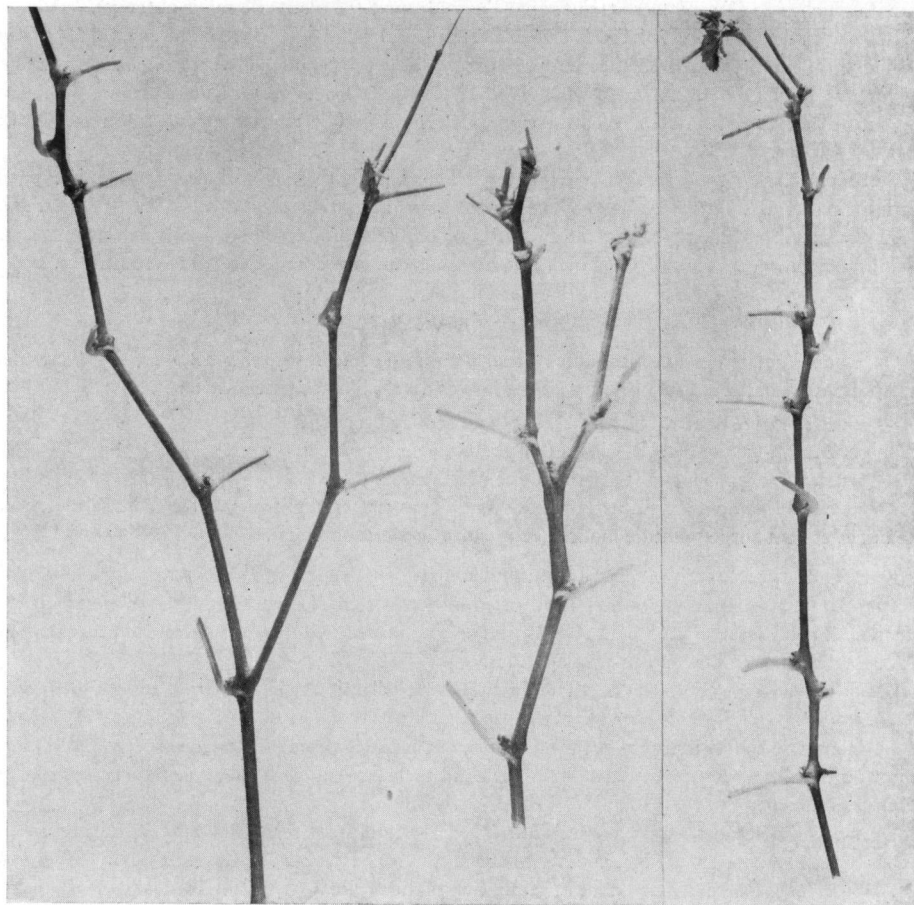


FIG. 2. — Rameaux de plants de semis issus de l'autofécondation de la variété de *Vitis vinifera* Chenin.

On remarquera les anomalies : méristhalles courts, vrille transformée en rameau, fasciation, doubles nœuds et leur fréquence élevée

Il nous a semblé que cette dernière combinaison pouvait se rencontrer chez *V. vinifera*. En effet, au cours de travaux d'amélioration, nous avons effectué des autofécondations de différents clones génétiques de *Chenin*, variété de cuve à raisins blancs cultivée dans la vallée de la Loire. Sans que les souches-mères sur lesquelles les autofécondations ont été pratiquées soient visiblement infectées par le virus du court-noué, il est apparu, dans les descendance issues du semis des pépins, de nombreux

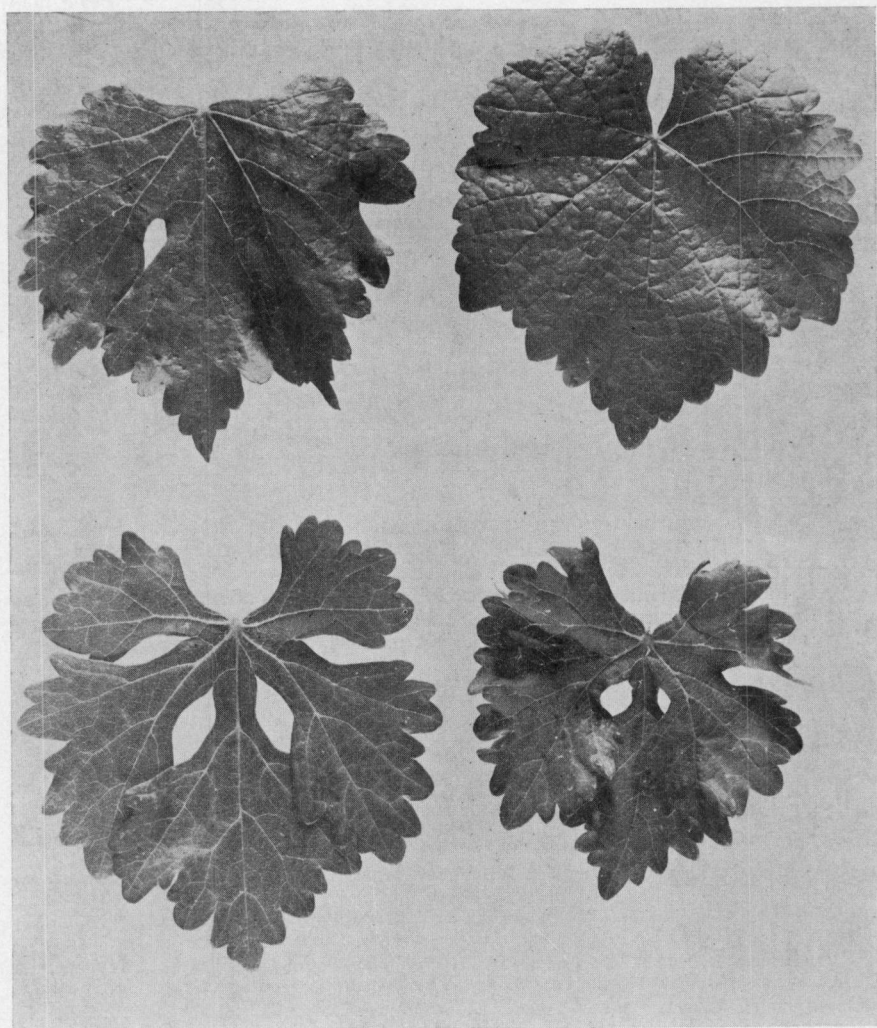


FIG. 3. — Feuilles de plants de semis issus de l'autofécondation de la variété de *Vitis vinifera* *Chenin*.
Seule la feuille située en haut et à droite a une forme régulière et d'aspect normal

plants présentant des anomalies morphologiques. Les rameaux montraient des fourches, des fasciations, des doubles-nœuds, des mérithalles courts parmi les longs et ceci avec une fréquence élevée (fig. 2). En outre, les feuilles étaient petites, souvent découpées avec un sinus pétiolaire parfois très ouvert comme dans le cas de la déformation en palmette (fig. 3). De tels faits sont d'ailleurs courants, après autofécondation, chez d'autres variétés de *Vitis vinifera*.

Les souches de ces plants de semis établies en plein champ sont en général faibles et ont un aspect rabougri rappelant les atteintes de la virose du court-noué. On note, par contre, que les sarments de ces pieds de vigne ont une faculté étonnante d'enracinement, contrairement à ce qui se passe habituellement dans le cas des plantes vraiment court-nouées.

Parmi les descendants d'autofécondation de deux clones de *Chenin*, on a choisi huit plants présentant de nombreuses anomalies des types précédents. A l'aide du test habituel faisant appel au *Chenopodium quinoa* on a recherché la présence éventuelle de virus du court-noué. Dans aucun cas on n'a observé de réaction de la plante-test permettant de dire que ces plants étaient atteints par la virose.

Il semble que, dans le cas de ces plants de vigne, présentant des symptômes de type viral mais sans qu'on puisse y déceler de virus, il faille rechercher l'origine de ces anomalies morphologiques dans une constitution génétique particulière. On peut en effet penser que, lors de l'autofécondation, un certain nombre de gènes récessifs défavorables deviennent présents à l'état homozygote. Il s'agirait donc tout simplement des résultats d'une reproduction en « consanguinité » dont l'effet chez la Vigne a été montré par ailleurs (D. BOUBALS, 1958).

Reçu pour publication en mars 1969

SUMMARY

OBSERVATIONS ON THE NON-TRANSMISSION THROUGH THE SEED OF TWO VIRUSES OF THE VINE (*VITIS VINIFERA*)

Leaf-roll, together with fanleaf (a virulent strain from *Frontignan*), does not appear to be passed through the seed. In selfing certain varieties of *V. vinifera* morphological abnormalities can appear on the leaves and shoots looking like those produced by fanleaf. Plants tested by using *Chenopodium quinoa* as indicator showed no virus to be present.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALTHAZARD J., 1966. Essai de transmission de la dégénérescence infectieuse de la vigne par le semis. *Progr. agric. vitic.*, I, 4, 84-88.
- BOUBALS D., 1958. Contribution à l'étude des causes de la résistance des Vitacées au Mildiou de la vigne et de leur mode de transmission héréditaire. *Ann. Amélior. Plantes*, 9, 1, 1-236 ; voir p. 141-147.
- BOUBALS D., PISTRE R., 1963. Observations sur les symptômes des maladies à virus de la vigne présentés par le *Muscat blanc* à petits grains dans le vignoble de Frontignan. *Progr. agric. vitic.*, I, 4, 81-89.
- BOUBALS D., PISTRE R., DALMASSO A., 1964. La lutte contre le court-noué de la vigne. Résultats obtenus à Frontignan en 1963. *Progr. agric. vitic.*, I, 11, 270-277 ; 12, 293-304.
- CORY L., HEWITT W. B., 1968. Some grapevine viruses in pollen and seeds. *Phytopathology*, 58, 9, 1316-1320.
- COSMO I., PIERI G., 1959. Alcune indagini sulla « degenerazione infettiva » della vite. *Riv. Vitic. Enol.*, 12, 9, 311-315.
- DURQUETY P.-M., 1963. La mosaïque cotylédonaire. Les anomalies morphologiques et la panachure de la dégénérescence infectieuse dans la descendance d'une variété bordelaise de l'espèce *V. vinifera*, le *Verdeau colon*. *Progr. agric. Vitic.* II, 19, 191-193.
- FOGLIANI G., 1957. Considerazioni sulle attuali ricerche delle malattie da virus nella vite in Portogallo. *Ann. Fac. Agrar. Milano*, V, 16, 25-43.
- GILMER R. M., KELTS L. J., 1968. Transmission of tobacco mosaic virus in grape seeds. *Phytopathology*, 58, 3, 277-278.

- PANTANELLI E., 1912, 1913. Beiträge zur Kenntnis der Roncetkrankheit oder Krautern der Rebe. *Z. Pflanzenkrankh.*, 1912, **22**, 1913, **73**.
- PIERI G., 1966. Nuova indagine sulla trasmissione delle malattie da virus della vite a mezzo dei vinaccioli. *Riv. Vitic. Enol.*, **18**, 4, 129-132.
- SCHNEIDERS E., 1934. Die Reisigkrankheit der Rebe. *Innaug. Diss. Bonn.*, 1185.
- VUITTENEZ A., MUNCK M.-C., KUSZALA J., 1964. Mise en évidence du virus de la dégénérescence infectieuse par test sérologique et observation des particules caractéristiques dans des extraits de feuilles de vignes malades. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **259**, 2156-2158.
-

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire* : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *sommaire* : résumé suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion* ; f) *résumé* destiné à être traduit en anglais comportant une analyse complète de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fond^e les dons... ; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très complet. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de et al. A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit × 0,5, soit × 0,25. Il est rappelé que le format utile des Annales est : 16 × 24 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve à corriger.

Envoi du manuscrit : M. MAYER, Centre national de Recherches agronomiques 78 - Versailles (France) On demande deux exemplaires.

AMÉLIORATION DES PLANTES.

Le Directeur de la publication: M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 9-1969

Dépôt légal: 3^e trimestre 1969. N^o d'impression: 1089.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

ANNALES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1969	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 n° par an	125 F	135 F	25 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 n° par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n° par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE ZOOLOGIE-ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 n° par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n° par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n° par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 4 n° par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE, 4 n° par an	75 F	80 F	25 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n° par an	75 F	80 F	25 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 n° par an	100 F	110 F	35 F

PUBLICATIONS NON PÉRIODIQUES

Prix T.T.C.

Recherches d'économie et de sociologie rurales :

Le n° 1	11,20 F
Souscription pour les 4 premiers numéros :	35,00 F

Recherches vétérinaires :

Le n° 1	22,30 F
---------------	---------

Recherches d'hydrobiologie continentale :

Le n° 1	16,75 F
---------------	---------

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Les techniques de mycologie en pathologie végétale, par F. Rapilly

107 p., 1968	15,00 F
--------------------	---------

Applications de l'électricité à la biologie et à l'aménagement des pêches continentales, publié sous la direction de R. Vibert.

276 p., 1968	35,00 F
--------------------	---------

Les leucoses animales, par C. Lombard.

215 p., 1968	27,90 F
--------------------	---------

Fermentations et vinifications. II^e symposium international d'œnologie tenu à Bordeaux-Cognac, les 13-17 juin 1967.

656 p., 2 volumes, 1968	68,00 F
-------------------------------	---------

Basés et techniques d'une cartographie des sols, par M. Jamagne.

142 p. (dont 3 cartes des sols sous pochette annexe), 1967	45,00 F
--	---------

X^e Congrès européen sur les groupes sanguins et le polymorphisme biochimique des animaux.

544 p., 1967	55,90 F
--------------------	---------

Atlas stéréotaxique du cerveau de brebis Préalpes du Sud, par P. Richard

76 p. (dont 26 planches en phototypie), 1967	55,90 F
--	---------

Carte pédologique de la France à l'échelle du millionième et notice explicative, par J. Dupuis.

56 p., 1967	61,50 F
-------------------	---------

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78 - Versailles.

Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.

Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles. A Paris, bureau de vente : 11, rue Jean-Nicot, 7^e.

TABLE DES MATIÈRES

P. LECLERCQ. — Une stérilité mâle cytoplasmique chez le Tournesol	99
M. GILLET. — Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière de Graminée en conditions naturelles : <i>Festuca pratensis</i> HUDS. — I. Construction de la touffe	107
M. GILLET, J.-P. GACHET et A. GALLAIS. — Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière de graminée en conditions naturelles : <i>Festuca pratensis</i> HUDS. — II. La crise du tallage	151
F. LE COCHEC. — Les possibilités d'amélioration de la betterave fourragère (<i>Beta vulgaris</i> L.)	169
<i>Note.</i>	
D. BOUBALS. — Observations sur la non-transmission par graine de deux viroses chez la Vigne (<i>Vitis vinifera</i>)	213

CONTENTS

P. LECLERCQ. — A case of cytoplasmic male-sterility in the Sunflower	99
M. GILLET. — Some aspects of the growth and development of the whole graminaceous plant under natural conditions: <i>Festuca pratensis</i> HUDS. — I. Construction of the tuft ..	107
M. GILLET, J.-P. GACHET and A. GALLAIS — On some aspect of the growth and development of the whole graminaceous plant under natural conditions : <i>Festuca pratensis</i> HUDS. — II. The tillering slump	151
F. LE COCHEC. — Possibilities of improving forage beet (<i>Beta vulgaris</i> L.)	169
<i>Note.</i>	
D. BOUBALS. — Observations on the non-transmission through the seed of two viruses of the Vine (<i>Vitis vinifera</i>)	213